22101453538

92

Digitized by the Internet Archive
in 2014

https://archive.org/details/b20415072_001

PHYSIOLOGIE

TOME PREMIER

DU MÊME AUTEUR

Recherches expérimentales et cliniques sur la sensibilité, 1877. (Masson.) 1 vol, in-8°.

Du Suc gastrique chez l'homme et les animaux, 1878. (Germer Baillière et Cie.) 1 vol. in-8°.

Des Circonvolutions cérébrales, 1878. (Germer Baillière et Cie.) 1 vol. in-8°.

La Circulation du sang (*traduction française de Harvey*), 1880. (Masson.) 1 vol. in-8°.

Physiologie des Muscles et des Nerfs, 1881. (Germer Baillière et Cie.) 1 vol. gr. in-8°.

L'Homme et l'Intelligence, 2e édition, 1887. (Félix Alcan.) 1 vol. gr. in-8°.

Essai de Psychologie générale, 1887. (Félix Alcan), 2e édition. 1 vol. in-12.

La Chaleur animale, 1890. 1 vol. in-8° de la *Bibliothèque scientifique internationale*. (Félix Alcan.)

Cours de Physiologie, Programme sommaire, 1891. (Bureaux des Revues). 1 vol. in-12.

PHYSIOLOGIE

TRAVAUX DU LABORATOIRE

DE

M. CHARLES RICHET

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

TOME PREMIER

SYSTÈME NERVEUX — CHALEUR ANIMALE

Avec 96 figures dans le texte

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET CIE

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1893

Tous droits réservés.

M15344

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY

Coll.	welMOmec
Call No.	QT4
	1893—
	R52p

Les mémoires contenus dans ce volume ont été, pour la plupart, déjà publiés; mais il m'a paru important de les réunir; car ils étaient disséminés dans des recueils très différents, parfois difficiles à trouver ou à consulter, et l'œuvre que mes élèves et moi nous avons tenté de faire ne pouvait être jugée dans son ensemble.

Quoique les plus anciens des travaux insérés ici datent de 1880, ils ont, je crois, conservé assez d'*actualité* pour mériter encore d'être lus; car il s'agit d'expériences physiologiques et non de théories.

Ce premier volume contient les travaux relatifs au système nerveux et à la chaleur animale; le tome II contiendra les mémoires de chimie physiologique, et le tome III les études de toxicologie et de physiologie pathologique.

Nous espérons pouvoir les faire paraître dans le cours de cette année.

I

CONTRIBUTION

A LA

PHYSIOLOGIE DES CENTRES NERVEUX

ET DES MUSCLES DE L'ÉCREVISSE

Par M. Charles Richet.

Peu de travaux ont été faits sur la physiologie des crustacés ; et, tandis que la contraction musculaire de quelques vertébrés, entre autres de la grenouille, a été soumise à un nombre incalculable d'expériences et de constatations, on n'a presque pas étudié les propriétés des muscles de l'écrevisse. Cette étude présente cependant un grand intérêt, non seulement parce que les muscles de l'écrevisse ont des particularités remarquables, au point de vue de leur fonction contractile, mais encore parce que l'écrevisse est peut-être l'invertébré qui se prête le mieux à l'expérimentation. Les insectes sont trop petits : les autres crustacés ou mollusques ayant une taille suffisante sont en général des animaux marins, et à ce titre difficiles à observer dans les laboratoires de Paris, de sorte que, parmi le groupe immense des invertébrés, il ne

reste guère que l'écrevisse qu'on puisse facilement employer pour des expériences physiologiques [1].

1. Parmi les physiologistes ayant étudié les propriétés physiologiques du tissu musculaire des invertébrés, citons le mémorable travail de M. Marey (*Journ. de l'Anat.*, t. VI, p. 19) qui a admirablement étudié le mécanisme du vol des insectes ; mais surtout au point de vue de la locomotion. M. Plateau (*Bull. de l'Acad. de Belgique*, t. XX et t. XXI, 1866) a cherché à mesurer la force musculaire des insectes. M. Romanes (*Proceed. Roy. Societ.*, t. XXIV, p. 143-151, et t. XXV, p. 464) a examiné la fonction des muscles des méduses, mais sa conclusion (que des excitations multipliées ne produisent pas de tétanos) est probablement contestable, quoique l'on trouve dans ce travail quelques remarques intéressantes. M. Fleischl (*Centrabl. f. med. Wiss.*, 1875, p. 469) a fait quelques observations sur la fonction des muscles de l'hydrophile. — Relativement à la substance sarcodique des invertébrés inférieurs, il y a beaucoup d'observations, mais qui sont faites en général plutôt au point de vue histologique qu'au point de vue de la physiologie. Voyez en particulier Kuhne, « Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität » — et Engelmann (*Arch. néerland.*, 1869, t. IV, p. 431), et « Beiträge für Physiologie des Protoplasma » (*Archives de Pflüger*, t. II, p. 307).

Depuis la publication, déjà ancienne, de ce mémoire (1878), d'assez nombreux travaux ont été publiés sur la physiologie générale des muscles des invertébrés.

Il me paraît intéressant d'en donner ici un compte rendu bibliographique sommaire. Je mentionnerai tout d'abord l'excellente thèse de M. H. de Varigny, « Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les invertébrés » « in *Archives de zoologie expérimentale*, janvier 1886 ».

Dans ce travail considérable, M. H. de Varigny a vérifié et confirmé les faits nouveaux que j'avais établis sur les fonctions musculaires des crustacés, notamment sur l'addition latente, la contracture, le tétanos rythmique, la contracture latente, l'onde secondaire; il les a généralisés et étendus à nombre d'invertébrés : gastéropodes, céphalopodes, crustacés. On peut donc, d'une manière générale, admettre que la fonction musculaire se ressemble beaucoup chez les divers invertébrés (tout au moins les invertébrés aquatiques).

Les travaux de M. Romanes sur les méduses ont été résumés dans son ouvrage intitulé « Jelly-Fish, Star-Fish and Sea-urchins » (*International scientific series*, tome L, Kegan and Trench. London, 1885). Je signalerai surtout les chapitres VII et VIII où M. Romanes a étudié le rythme, naturel ou provoqué, des muscles du manteau, et constaté l'existence d'un tétanos rythmique analogue à celui que nous avons constaté sur l'écrevisse.

Signalons encore : Félix Plateau, « Recherches sur la force absolue des muscles des invertébrés » (*Bullet. de l'Ac. royale de Belgique*, 3e série, t. VI, nos 9, 10, 1883).

M. Biedermann (« Uber die Innervation der Krebschere » : *Sitzb. d. Kais Akad. der Wissench., III Abtheil*, 13 janv. 1887, t. XCV; 16 juin 1887, t. XCVI. pp. 8 à 39 et 1er et 8 mars 1888, t. XCVII, pp. 49-123) a étudié aussi la contraction des muscles de l'écrevisse; il a fait d'importantes recherches sur la fonction électrique de ces muscles et sur la structure histologique des terminaisons nerveuses.

Je mentionnerai enfin un mémoire de M. Verworn : « Die polare Erregung

Au point de vue de la physiologie générale, l'étude des fonctions des muscles ou des ganglions d'un crustacé ne sera pas sans quelque utilité. En effet, si, comme cela est vraisemblable, la fonction musculaire est analogue chez tous les êtres vivants, elle n'est certainement pas identique : tel phénomène, masqué et obscur dans le muscle d'un batracien, peut être très évident et très net dans le muscle d'un autre animal, de sorte que, pour le découvrir, il sera presque indispensable de recourir à ce dernier muscle. En tout cas, pour connaître la fonction musculaire ou la fonction nerveuse en général, toutes les particularités spéciales à tel ou tel être vivant doivent nécessairement être connues.

Ces remarques feront peut-être excuser la longueur de certains détails dans lesquels je serai obligé d'entrer.

I

Des actions réflexes et volontaires de l'écrevisse.

Pour étudier la fonction des centres nerveux de l'écrevisse, il est d'abord indispensable de savoir quels mouvements elle accomplit à l'état normal. Elle possède trois organes mobiles principaux : ses deux pinces et sa queue. Il faut y ajouter des organes mobiles accessoires : les petites pattes, les fausses pattes, le *flabellum,* les yeux et les antennes.

La queue ne peut exécuter qu'un seul mouvement, mouvement que j'appellerai *mouvement de nage*, pour indiquer l'usage habituel que l'animal en fait. Les divers anneaux qui

der Protisten durch den galvanischen Strom » (*Archives de Pflüger*, t. XLV, p. 1-37) et une note sans importance de M. Rollett relative aux muscles d'insectes (*Jahresber. über die Fortschritte der Physiologie für* 1887, t. XVI, n° 52, p. 25).

Enfin, dans mes *Leçons sur la physiologie des muscles et des nerfs*, on trouvera développées certaines expériences qui ne sont indiquées que sommairement ici, et à l'état d'ébauche.

constituent la queue peuvent en se contractant simultanément ramener cet organe sous le ventre. A l'état de repos la queue est étendue, horizontale, mais à l'état de contraction elle est repliée sous le ventre. Dans l'eau, les mouvements, qui se succèdent rapidement, font que l'animal, prenant appui sur l'eau qu'il repousse et se servant de sa queue comme d'une rame, se porte en arrière avec une très grande rapidité. Une disposition spéciale montre bien la synergie de l'appareil musculaire caudal. Au moment où l'écrevisse va contracter sa queue, l'expansion terminale de cet organe est dilatée afin d'offrir à l'eau plus de surface. Mais, quand la queue est contractée, et quand, par le seul effet de son élasticité, elle est sur le point de revenir à la position normale, les deux palmes latérales qui terminent l'expansion sont reployées, de sorte que la queue en se redressant offre à l'eau une bien moindre surface.

Cependant, en général, l'écrevisse se sert peu de sa queue comme organe de progression et chemine d'une autre manière : elle se traîne sur le sol en se servant de ses petites pattes et principalement de ses pinces pour progresser dans tous les sens, à droite, à gauche, en arrière, et surtout en avant. L'écrevisse ne peut nager pendant longtemps, et, lorsqu'on lui a fait faire, en l'excitant, plusieurs mouvements alternatifs de la queue, il semble que le muscle soit épuisé et ne puisse recommencer ces mouvements. De même une écrevisse dans un réservoir ne nage guère. Après avoir exécuté quelques mouvements, elle semble ne pouvoir les prolonger. En effet, si elle est déjà fatiguée par des mouvements antérieurs, et si elle est mise sur le dos, elle ne peut plus faire des mouvements de nage comme lorsqu'elle n'est pas fatiguée.

Ce mouvement volontaire de la queue peut être dans certaines conditions un mouvement réflexe. Ainsi, quand on fait la section brusque, douloureuse, d'une des grosses pinces, immédiatement la queue exécute quelques mouvements de nage précipités. Cette action réflexe présente un certain intérêt ; car elle est tout à fait constante et régulière, alors que les

autres réflexes (rétraction des pédoncules oculaires — reploiement des antennes le long du corps) sont moins nets et moins constants.

A l'état de repos, l'écrevisse porte ses deux pinces en avant en les ouvrant modérément. Lorsqu'un danger se présente ou lorsqu'une proie apparaît, elle ouvre les pinces plus largement : quelquefois elle les porte en haut, ou en bas, ou à droite, ou à gauche, tous mouvements de circumduction, que j'appellerai pour abréger *mouvements de recherche*. On aura une bonne idée de ces mouvements de recherche en plaçant une écrevisse bien vivace sur le dos : on la verra agiter ses pinces dans tous les sens, cherchant un point d'appui pour se relever.

Ainsi la patte de la pince peut être considérée comme ayant deux mouvements principaux : mouvements de progression, mouvements de recherche.

Quant à la pince elle-même, elle n'a que deux mouvements qui lui soient propres, la dilatation et la constriction. Deux muscles président à ces deux mouvements. Le muscle dilatateur est très grêle, le muscle constricteur est très épais et très fort. Le muscle dilatateur s'insère au tubercule interne de la branche mobile, le muscle constricteur s'insère au tubercule externe de cette même branche : de sorte que ce sont les mouvements de cette branche articulée qui déterminent le resserrement ou la dilatation de la pince de l'écrevisse. A l'extrémité de chacune des deux branches, l'une mobile, et l'autre fixe, de la pince, il y a un petit crochet très pointu. La disposition est très ingénieuse pour donner à la préhension des objets une très grande solidité. Ces deux crochets pointus s'engrènent l'un avec l'autre, de sorte que l'objet saisi est pincé latéralement, les deux pointes aiguës s'enfonçant dans son épaisseur.

L'étude de ces deux mouvements de dilatation et de resserrement est fort curieuse, car ils nous donnent des notions précises sur l'état des ganglions nerveux de l'écrevisse.

Si l'on prend par le dos, en la serrant entre deux doigts, une écrevisse bien vivace, et qu'on touche la face externe d'une des branches de la pince, les deux branches de la pince s'écarteront aussitôt. Il n'en sera pas ainsi, si l'on touche même très légèrement le bord interne d'une des deux branches, soit de la branche fixe, soit de la branche mobile. Alors l'écrevisse rapprochera immédiatement les deux branches, soit pour prendre la proie qu'elle suppose à sa portée, soit plutôt pour se défendre et pincer fortement l'agresseur.

Ce mouvement de constriction doit être évidemment rapproché des actions réflexes, en ce sens qu'il ne fait jamais défaut, qu'il cesse dès que la patte est séparée des centres ganglionnaires, et que, sur une écrevisse vivace et intacte, il a lieu régulièrement, fatalement, nécessairement, avec autant de précision que la contraction d'un muscle excité par l'électricité. On ne peut pas d'ailleurs ne pas admirer avec quelle netteté, malgré la rude carapace chitineuse qui la recouvre, l'écrevisse peut distinguer des excitations portant tantôt sur la partie externe, tantôt sur la partie interne des deux branches de sa pince.

Qu'il me soit permis d'attirer l'attention sur cette action réflexe remarquable. Elle a cela de particulier qu'elle est *volontaire*. On ne peut pas supposer en effet que l'écrevisse, au moment où un objet touche la partie interne des deux branches de sa pince, n'ait pas la volonté de les rapprocher. Dans l'eau, à l'état de liberté, l'écrevisse peut choisir et choisit entre la constriction et la non-constriction. Tantôt elle pince l'agresseur, tantôt elle cherche à lui échapper par la fuite. Il est très vraisemblable, pour ne pas dire certain, que c'est là un acte conscient et voulu. Or cet acte présente absolument le caractère de tous les actes réflexes. C'est donc un exemple très frappant de l'analogie qui existe entre la volonté et l'action réflexe. La volonté de l'homme et des animaux supérieurs pouvant être considérée comme un réflexe très compliqué, tandis que la volonté de l'écrevisse, par exemple, a

tous les caractères des actions réflexes ordinaires, pourvu qu'on se place dans des conditions bien déterminées.

Cette expérience très simple, presque enfantine, réussit toujours pourvu que l'écrevisse soit bien vivante. Au contraire, il n'en est plus de même si l'animal est sorti de l'eau depuis quelque temps.

Si l'on prend une écrevisse bien vivace, sortant du réservoir, on constatera que le *mouvement de constriction* (je l'appellerai ainsi pour abréger) est fort et constant; mais qu'on laisse l'animal en dehors de l'eau pendant environ deux heures, on verra au bout de ce temps que le réflexe a lieu encore, mais qu'il n'est plus constant. Un attouchement léger ne fait pas resserrer les deux branches, alors qu'un attouchement fort ou plusieurs attouchements légers consécutifs peuvent seuls provoquer le réflexe de constriction. Cependant le nerf et le muscle ont conservé toute leur vitalité, qui est même plutôt exagérée à ce moment.

Cette expérience, malgré sa simplicité, est instructive. Elle montre que chez les invertébrés (comme chez les vertébrés) les centres nerveux sont atteints par l'asphyxie avant que les nerfs et les muscles en soient affectés.

Cette altération dans la fonction des centres ganglionnaires sous l'influence de l'asphyxie à laquelle est soumis l'animal sorti de l'eau se manifeste d'une autre manière. Une écrevisse bien vivante pince pendant fort longtemps, trois à quatre minutes au moins, surtout si l'on a soin de faire de légers mouvements, de manière que le bord interne des deux branches soit excité par ce léger ébranlement. Mais si on fait la même expérience avec une écrevisse asphyxiée depuis une demi-heure, on verra que la durée de la constriction est beaucoup moins grande. Au bout d'une demi-minute au plus, la constriction a cessé, et elle est manifestement beaucoup moins forte. Or, ainsi que je le montrerai plus loin, le muscle et le nerf ont conservé toute leur activité : c'est donc un affaiblissement de la volonté, si tant est qu'on puisse parler de

volonté chez l'écrevisse; c'est-à-dire un trouble fonctionnel des centres nerveux de la chaîne ganglionnaire.

Ce réflexe de constriction nous permettra de connaître d'une manière précise l'état des centres nerveux dans certaines conditions.

Ainsi, lorsqu'on soumet une écrevisse à des températures de plus en plus élevées, on peut constater que les différentes parties des centres nerveux s'altèrent à des températures différentes.

D'après ce que nous venons de dire plus haut, il y a dans la constriction de la pince deux particularités à étudier : c'est la force et la constance, en appelant constance la régularité de la constriction provoquée par le contact du bord interne des deux branches.

Notons qu'il faut prendre des écrevisses bien vigoureuses : cette condition est absolument nécessaire pour que l'expérience réussisse, car des écrevisses qui sont depuis quelque temps dans un réservoir ou un aquarium sont souvent malades, et leurs actions volontaires en sont modifiées.

On constate alors qu'à la température ordinaire (au-dessous de 20°) la force et la constance du réflexe de constriction sont normales. Mais, si l'écrevisse est placée dans une étuve de manière que l'eau où elle est plongée atteigne la température de 23°, alors la constriction ne sera plus forte, et, après quelques tentatives impuissantes, l'écrevisse lâchera le doigt placé entre les deux branches de sa pince.

De 23° à 26°, la constance et la force de la constriction vont en diminuant, de sorte qu'en général à 26° l'écrevisse ne peut plus faire aucun mouvement de constriction. Cependant les actions réflexes proprement dites sont intactes. L'attouchement des yeux fait que l'écrevisse rétracte aussitôt ses pédoncules oculaires : la section, le pincement ou l'électrisation des antennes fait que l'animal les ramène en arrière le long du corps. Enfin la section brusque des grosses pinces fait faire

immédiatement à la queue des mouvements de nage précipités.

Cette seule expérience montre que ni les nerfs sensitifs ni les centres ganglionnaires où s'élabore l'action réflexe, ni les nerfs moteurs, ni les muscles, n'ont été paralysés par la chaleur (de 23° à 26°), alors que les centres ganglionnaires où s'élabore la volonté ont été paralysés ou tout au moins affaiblis, par la même température.

Si l'on continue à soumettre l'animal à des températures de plus en plus élevées, on constate que de 26° à 30° environ les mouvements n'ont pas disparu complètement. En particulier, les mouvements que j'ai appelés plus haut *mouvements de recherche* continuent à se produire; en même temps l'animal agite languissamment ses pattes et son corps tout entier, mais c'est toujours avec une grande lenteur : il semble que ses mouvements soient dus à l'action excitatrice de la chaleur sur les éléments nerveux et musculaires, plutôt qu'à la volonté même de l'animal.

En somme, à partir de 26°, tout mouvement véritablement volontaire, comme la constriction de la pince ou les mouvements de nage de la queue, a disparu, et cependant à 28° et à 29° il y a encore des actions réflexes qui nécessitent l'intervention active des cellules ganglionnaires. A 30°, tous ces mouvements ont disparu, et le seul organe mobile, c'est le flabellum, qui, après quelques mouvements précipités et irréguliers de 26° à 30°, vers 30° se ralentit pour cesser complètement à 31°.

Cependant à cette température le nerf et le muscle sont encore parfaitement excitables; à 34° environ, le nerf moteur réagit moins bien. Quant au muscle, il s'épuise vers 36° et 37°, et, quand il a dépassé cette température pendant quelque temps, il a complètement perdu son irritabilité et sa contractilité.

J'insisterai plus loin sur les modifications que la chaleur fait subir à la contraction musculaire; pour le moment, je me

contenterai d'établir les faits suivants, démontrés pour l'écrevisse et peut-être applicables à d'autres êtres.

1° L'action nerveuse volontaire peut être différenciée de l'action réflexe proprement dite, quoiqu'elle s'en rapproche beaucoup par sa constance et sa régularité dans certaines conditions déterminées.

2° L'action nerveuse volontaire s'affaiblit et disparaît de 23° à 26°.

3° L'action nerveuse réflexe s'affaiblit et disparaît de 26° à 30°.

4° Le nerf et le muscle meurent plus tardivement de 33° à 37°.

5° Par l'asphyxie, on observe une gradation analogue dans la mort des différents éléments nerveux et musculaires[1].

Pour mieux préciser les idées, je donne ici quelques expériences. Je pourrais en reproduire un bien plus grand nombre, mais elles sont toutes très semblables, et ce serait une répétition inutile.

I. — Écrevisse assez vigoureuse, de taille moyenne, avec le réflexe de constriction fort et constant.

A 23°, le réflexe est constant; mais la force en a beaucoup diminué.

A 25°,6, le réflexe de constriction a presque disparu. La force de constriction est tout à fait nulle.

A 27°, les mouvements du flabellum sont très réguliers et précipités. Les fausses pattes font des mouvements assez réguliers. La section de la pince produit le réflexe caudal. Tout mouvement de constriction a disparu.

1. Pour répéter ces expériences, il faudra tenir compte de l'état de santé des écrevisses qu'on emploiera. Les écrevisses venant de la halle sont vigoureuses et bien portantes. Mais, après avoir séjourné quelques jours dans un réservoir, même quand ce réservoir est traversé par de l'eau courante, elles ne tardent pas à dépérir et à mourir. Cela tient peut-être à ce que l'eau de la ville contient des sels de plomb ou d'autres substances nuisibles. On pourrait aussi songer à l'inanition. Quoi qu'il en soit, les écrevisses qui ont ainsi séjourné dans des bassins sont, quelques jours avant de mourir, languissantes et malades. Leurs réactions physiologiques sont alors singulièrement confuses, et relèvent plutôt de la pathologie que de la physiologie proprement dite. Il y aurait un certain intérêt à examiner comparativement comment réagissent les écrevisses au moment même où on les retire des ruisseaux où elles vivaient à l'état de liberté.

A 27°,6, les mouvements du flabellum deviennent moins réguliers.

A 29°, l'animal fait des mouvements généraux; il agite languissamment ses pattes. Il fait quelques mouvements de recherche, obscurs.

A 30°, il y a encore quelques mouvements généraux.

A 30°,4, le flabellum se meut encore, mais à peine. Il y a encore quelques mouvements généraux réactionnels.

A 31°, il n'y a plus aucun mouvement.

A 33°,2, l'animal, sans mouvements, est laissé à cette température pendant un quart d'heure; puis abandonné au refroidissement lent. Le lendemain, 24 heures après, les muscles de la pince et de la queue ne sont plus excitables par l'électricité.

II. — Écrevisse bien vivace.

A 18°, la constriction est constante et forte. Mouvements généraux très accentués.

A 24°, la constriction est constante, mais plus faible.

A 28°,8, il n'y a plus de réflexe de constriction, plus de force. Le flabellum et les fausses pattes continuent à se mouvoir. Mouvements de recherche. Au moment où la patte est coupée, mouvements de nage très accentués.

A 30°,4, le flabellum est immobile. Il n'y a plus aucun réflexe. La section de l'autre pince ne provoque aucun mouvement.

Les ganglions nerveux sont encore excitables par l'électricité.

Le muscle est très contractile.

A 35°,2, le nerf est à peine excitable : le muscle est excitable.

A 36°,8, le muscle est à peine excitable.

III. — Écrevisse vigoureuse.

A 29°,2, il n'y a plus de mouvements de constriction. Il y a encore quelques mouvements généraux et quelques mouvements du flabellum.

A 29°,8, ces mouvements n'existent plus.

L'animal est alors lentement refroidi.

A 28°, il y a encore retrait des antennes, mais la force de la constriction, comme sa régularité, ne sont pas revenues.

A 26°, il y a quelques mouvements de constriction, irréguliers et faibles. On observe que, par l'effet de plusieurs excitations mécaniques très rapprochées, le muscle se contracte (addition latente des excitations mécaniques).

IV. — Écrevisse très vigoureuse.

A 26°,4, la constriction est irrégulière et faible. Mouvements de recherche. L'animal fait, avec ses pattes et sa queue, une série de mouvements qui paraissent normaux.

La température étant ramenée à 26°,2, l'écrevisse fait des mouvements

généraux très accusés. La constriction est inconstante, un peu plus forte, mais toujours faible.

A 23°, la constriction est presque constante, mais toujours faible.

Comparons ces résultats à ce qu'on observe sur la grenouille.

V. — Grenouille mise dans l'eau froide graduellement chauffée.

A 28°, elle paraît normale.

A 32°, très excitable, mais sans qu'on puisse trouver de changement dans ses allures.

A 33°, *idem*.

A 33°,6, vive agitation. Changement de couleur de la peau.

A 33°,8, agitation très vive. Il semble que les mouvements commencent à faiblir.

A 34°,6, agitation. Les mouvements réflexes sont très nets.

A 35°,2, tout mouvement volontaire a disparu. Il y a encore quelques mouvements généraux (réactionnels). L'action réflexe est conservée.

On la laisse pendant 10 minutes environ à 35°,2. Au bout de ce temps, les mouvements généraux ont cessé. Il n'y a plus d'actions réflexes.

Remise dans l'eau froide, au bout de 5 minutes, elle paraît normale. Le lendemain, elle est en très bon état.

Voici une expérience qui montre les effets de l'asphyxie :

VI. — Écrevisse petite, vigoureuse, ayant des œufs.

La constriction de la pince est énergique et constante.

A 4 heures, elle est retirée de l'eau, mise sur le dos. Mouvements de recherche très accentués. Mouvements réguliers et précipités du flabellum.

A 5 h. 15, le flabellum se meut irrégulièrement (60 mouvements par minute). La constriction est affaiblie et inconstante.

Mouvements de recherche très nets.

Le contact des œufs provoque des mouvements de nage très forts, mais qui durent peu de temps.

A 5 h. 35, constriction très faible et inconstante. Le flabellum est irrégulier (40 par minute).

L'attouchement des œufs provoque de nombreux mouvements de recherche, mais pas de mouvements de nage.

La constriction ne se fait plus — et très faiblement, — que lorsque l'on excite violemment l'abdomen.

A 5 h. 45, l'animal est tout à fait immobile. Le réflexe de constriction n'existe plus.

Il n'y a plus que de rares mouvements, très espacés, du flabellum.

A 5 h. 55, presque tous les mouvements spontanés ont disparu.

II

Comparaison de la contraction musculaire du muscle de la queue et du muscle de la pince.

Il est très facile d'inscrire avec un myographe ordinaire la forme de la contraction des deux muscles principaux de l'écrevisse[1].

Pour la queue, il suffit de traverser l'extrémité caudale avec un fil et de relier ce fil au crochet du myographe, en mettant la queue dans la position horizontale. Au moment où l'écrevisse rapproche la queue de l'abdomen, elle attire le crochet, et le tambour à levier, ainsi mis en mouvement, inscrit sur le cylindre enregistreur la forme de la contraction.

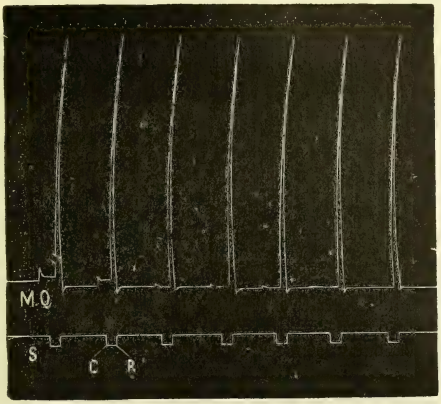

Fig. 1. — Contraction des muscles de la queue de l'écrevisse. — Le muscle est excité directement par l'électricité.

C, Clôture } du courant inducteur.
R, Rupture }
S, Ligne des signaux électriques inscrits par le signal de Deprez.
M, Contraction musculaire.
M Q, Contraction du muscle de la queue.
M P, Contraction du muscle de la pince.
(Dans toutes les figures annexées à ce travail, les lettres ont la même signification. Toutes les fois qu'on ne donne pas d'autres indications, l'inscription a été obtenue avec la vitesse minimum du cylindre enregistreur.)

Pour la pince, on attache un fil à la branche mobile et on fixe solidement l'autre branche sur une planchette de liège. On peut faire passer le courant électri-

1. Je n'ai pu trouver l'indication de recherches faites antérieurement sur les muscles de crustacé (1878). Voici ce que dit M. Marey, *Du mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 367 : « Les crustacés ont fourni des secousses de durée très inégale : parfois les mouvements duraient de 20 à 30 secondes, d'autres fois ils étaient presque aussi brefs que ceux de la grenouille. Il faudrait déterminer les conditions qui, sur une même espèce animale, produisent de si grandes variations. »

que, soit par le nerf, en plaçant les deux excitateurs dans la patte, soit par le muscle, en plaçant un excitateur dans la patte, l'autre excitateur étant placé dans le bout de la branche fixe ouverte à son extrémité.

Cela posé, si nous examinons la forme de la contraction dans l'un et dans l'autre muscle : nous voyons qu'elle est tout à fait différente. Ainsi, dans la figure 1 qui représente la

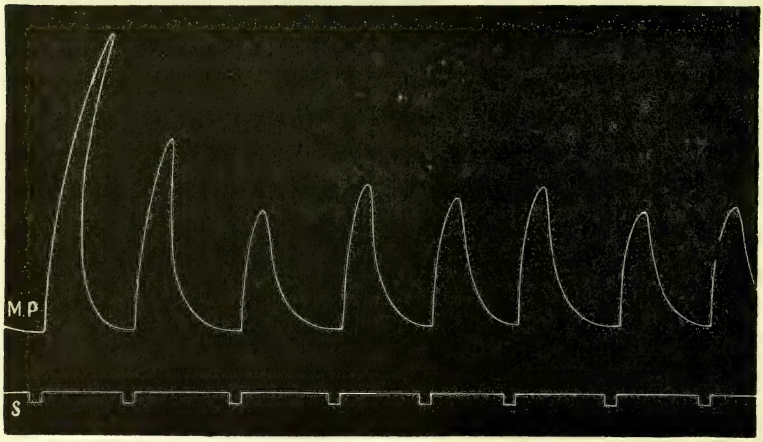

Fig. 2. — Contraction du muscle de la pince. — Le muscle est excité directement.

On peut voir dans ce tracé la rapidité avec laquelle le muscle s'épuise sous l'influence des excitations.

secousse musculaire de la queue, on peut voir que la contraction est extrêmement brève, en somme très analogue à la forme de la contraction du gastrocnémien de la grenouille qu'on prend généralement comme type. Au contraire, ainsi que le montre la figure 2, la contraction de la pince est une secousse très allongée, persistant longtemps, tout à fait différente de la contraction du muscle de la queue.

Cette différence dans la forme de la contraction se retrouve aussi lorsque, au lieu de faire agir des excitations électriques isolées, on excite le muscle par des courants électriques se succédant rapidement. On sait, depuis les recherches de

M. Marey et d'autres physiologistes, que la contraction musculaire est constituée par une série de secousses simples s'ajoutant les uns aux autres, de manière à former un *tétanos* physiologique plus ou moins parfait. Or, par suite de la brièveté des contractions de la queue, le tétanos complet ne se produira qu'avec des excitations très rapprochées, tandis que le muscle de la pince a un tétanos complet, même alors que les excitations sont très éloignées. Sur la figure 3, on verra bien cette différence. La pince a un tétanos complet, alors que le muscle de la queue a encore des secousses distinctes.

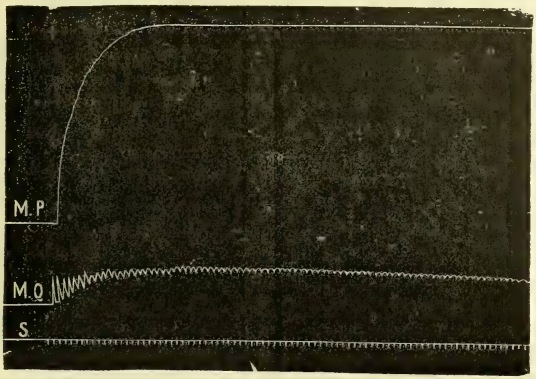

Fig. 3. — Tétanos du muscle de la pince M P, comparé au tétanos du muscle de la queue M Q.

Il est intéressant de comparer cette figure à la figure 124 du livre de M. Marey, *Du mouvement dans les fonctions de la vie*, p. 383. Le muscle de la pince se comporte comme le muscle de la tortue. Le muscle de la queue comme le muscle de l'oiseau.

Il ne faut pas voir dans ce phénomène une bizarrerie de la nature. Au contraire, cette différence dans la forme de la contraction tient à ce que les destinations fonctionnelles des deux muscles sont tout à fait différentes. L'écrevisse a besoin de faire avec sa queue des mouvements répétés, successifs, pour nager dans l'eau, tandis qu'avec la pince, il faut surtout des mouvements forts, qui n'ont besoin d'être ni répétés, ni successifs, mais qui doivent simplement durer. Avec la queue, il faut que le mouvement soit *répété :* avec la pince, le mouvement doit être *persistant*, et il y a une harmonie parfaite entre la forme de la contraction et la fonction que le muscle doit remplir.

Cependant il n'existe pas de différence appréciable entre la

rapidité du début de la contraction dans l'un et l'autre cas. La figure 4 reproduit la contraction musculaire des deux muscles, soumis à un même courant électrique. Un des pôles était placé à l'anus, l'autre à l'extrémité de la pince. Dans ces conditions, les deux muscles étaient simultanément excités : et on voit bien que leur contraction est simultanée. Mais ce qui est vrai pour le début de la contraction n'est pas exact pour sa terminaison. Alors que depuis longtemps la queue est revenue à l'état de repos, la pince est encore contractée, car sa

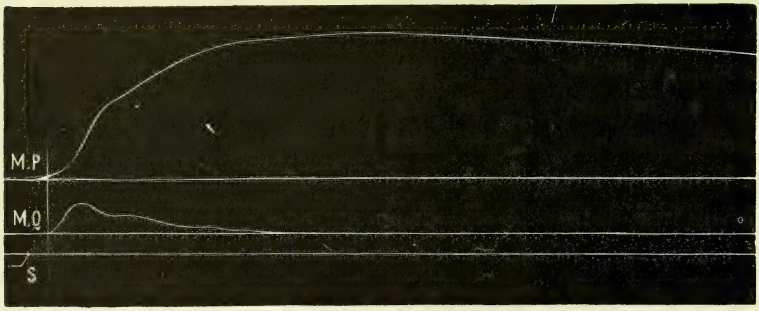

Fig. 4. — Vitesse comparative du muscle de la pince et du muscle de la queue. Vitesse maximum du cylindre.

Si l'on veut calculer en fractions de seconde la vitesse des divers mouvements, il suffira de prendre avec un compas la distance qui sépare l'excitation électrique de la contraction et de se reporter à la figure 6, par exemple, où chaque vibration double dure un centième de seconde.

contraction est beaucoup plus lente. Cette même différence apparaîtra encore mieux, si l'on compare, dans les figures 5 et 6, la contraction M′ P′ de la figure 5 à la contraction M Q de la figure 6.

J'ai fait de nombreuses expériences pour savoir quelle est la rapidité avec laquelle se contractent l'un et l'autre muscle. Au lieu de donner des chiffres qui pour de si petites quantités n'auraient pas en général de justification suffisante, je préfère donner quelques exemples des *tracés* que j'ai obtenus (fig. 4 à fig. 12). On jugera ainsi du résultat brut, et on pourra en toute connaissance de cause contrôler l'exactitude de mes conclusions.

On a pu voir dans la figure 4 que la vitesse du début de la contraction ne varie pas pour le muscle de la queue et le muscle de la pince. Mais il ne faudrait pas croire que cette vitesse est invariable. Plus l'excitation est forte, plus la contraction est rapide, et cela aussi bien pour le muscle de la pince (fig. 5) que pour le muscle de la queue (fig. 6 et 7).

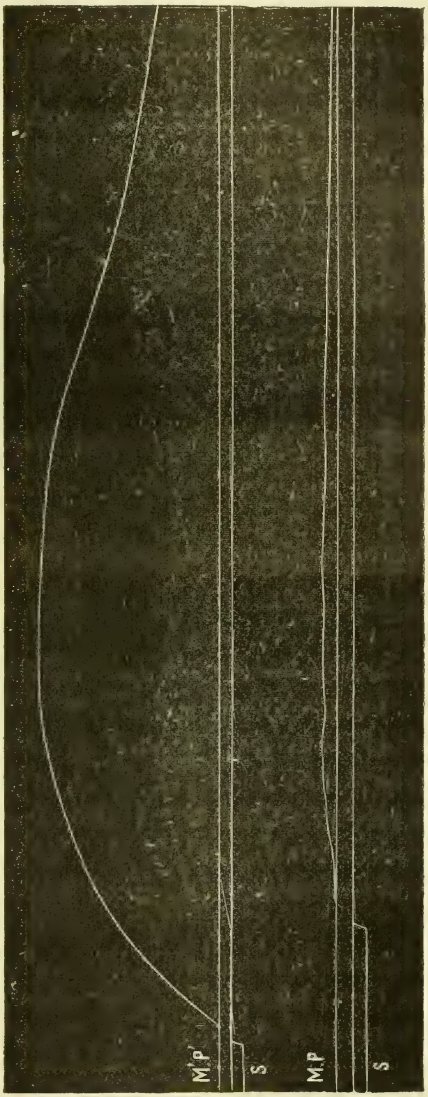

Fig. 5 — Vitesse comparative du muscle de la pince excité par un courant fort (M' P') et un courant faible (M P). Vitesse maximum du cylindre.

En comparant ces tracés entre eux et en les confrontant avec le tracé de la figure 4, on voit que, s'il y a une différence dans la vitesse de la contraction, cette différence (assurément très minime et négligeable) est plutôt en faveur du muscle de la pince qui se contracte peut-être un peu plus rapidement que la queue. Cela est assez remarquable; car jusqu'ici la plupart des muscles connus dont la contraction

est prolongée ont aussi une contraction très retardée avec un *temps perdu* très considérable.

Avec des excitations intenses, non seulement la contraction est plus rapide, mais encore elle est plus forte et s'accroît en même temps que l'excitation. Ainsi la contraction M′ P′ est bien plus considérable que la contraction M P (fig. 5) et

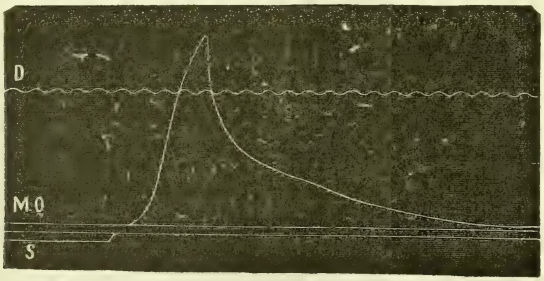

Fig. 6. — Vitesse du muscle de la queue excité par un courant fort.
D. Diapason (100 vibrat. doubles par seconde). Vitesse maximum du cylindre.

la contraction M Q (fig. 6) plus forte que la contraction M Q (fig. 7) [1].

1. Relativement au temps perdu dans le muscle, donnons quelques-uns des résultats obtenus par divers physiologistes : Helmholtz, qui a le premier mesuré avec exactitude la durée du temps perdu dans le muscle, a trouvé, pour le muscle de la grenouille non fatigué, une durée d'un centième de seconde ; Brücke a trouvé un chiffre un peu inférieur, à savoir 7 millièmes de seconde (c'est par une faute d'impression que dans l'analyse de son travail donnée par moi dans la *Revue des sciences médicales,* t. XIII, p. 92, il y a 7 centièmes de seconde) ; Place a trouvé un chiffre encore plus faible, soit 0,0038 de seconde (citat. de Funke, *Lehrb. der Physiol.*, 6e édition, p. 665) ; M. Ranvier (*Archives de physiologie*, 1874, p. 11 et 12) a trouvé, pour le muscle pâle du lapin, 0,012 de seconde, et, pour le muscle rouge, 0,055 de seconde, c'est-à-dire un temps perdu à peu près quatre fois plus considérable que pour le muscle pâle ; MM. Bernstein et Steiner (*Revue des sciences médicales*, t. VIII, p. 55) ont trouvé une excitation latente de 0,017 à 0,028, chiffres probablement trop élevés ; M. Rosenthal (*Les nerfs et les muscles,* p. 49) admet une durée d'un centième de seconde ; Von Bezold (*Physiol. de* Funke, p. 668) a trouvé qu'avec les courants de pile d'intensité moyenne, la durée de l'excitation latente était trois fois plus grande (clôture) et six fois plus grande (rupture) qu'avec des courants d'induction ; M. Fleischl a fait quelques observations sur la contraction des muscles de la patte de l'*Hydrophilus piceus* (*Centralbl. f. med. Wissench.*, 1875, p. 469). Il a noté un fait très intéressant sur lequel, par malheur, il donne peu de

Il est encore une autre condition qui influe sur la vitesse et la forme de la contraction, c'est le poids dont le muscle est chargé. Cela se peut voir très nettement avec le muscle de la pince qui peut soulever des poids considérables. Si on le charge d'un poids relativement très lourd, de 100 grammes par exemple, la contraction est sensiblement retardée, et beaucoup plus lente que lorsque le poids est faible, de

détails : une excitation électrique unique provoque dans certains muscles une contraction unique, alors que dans d'autres muscles la même excitation unique provoque, avec *un très grand retard,* des contractions musculaires plus nombreuses ; M. Klunder (*Jahresbericht* de Virchow, 1869, p. 119) a vu que la fatigue et l'accroissement de la charge augmentaient le temps perdu de 0,0075 à 0,01 de seconde. Les déterminations de Helmholtz, Baxt, Valentin relatives au rapport de l'intensité de l'excitation et de la rapidité s'appliquent au nerf moteur et non au muscle. M. Lautenbach (*Arch. des Sc. phys. et. nat. de Genève,* 1877, juillet) a constaté que le temps perdu était plus court quand l'excitation était forte. M. L. Frédéricq a trouvé que chez le homard le temps perdu du muscle était de 0,015 à 0,02 de seconde. Ce dernier chiffre, pour des muscles frais et soumis à des excitations fortes, paraît être bien plus élevé chez le homard que chez l'écrevisse.

Relativement à mes tracés et à mes recherches, je ferai remarquer que, soit pour le muscle de la queue, soit pour le muscle de la pince, le temps perdu est un peu moindre que 0,01 de seconde : c'est plutôt 0,008 ou 0,009 de seconde que 0,01.

On peut donc, en résumant toutes ces observations, admettre que, pour la plupart des muscles, et d'une manière très générale, le temps perdu est moindre qu'un centième de seconde.

Depuis que ce mémoire a été écrit, de très nombreux travaux, pour la plupart fort remarquables, ont paru sur cette importante question de la période latente musculaire. Il me suffira de mentionner les principaux :

M. Mendelssohn, *Travaux du laboratoire de* M. Marey, 1880, t. IV, pp. 99-153, et *Bullet. de la Soc. de biolog.*, 6 juillet 1889.

M. Tigerstedt, « Undersökning om muskelryckningens latenstid » *Nordiskt medicinskt Arkiv*, t. XVII, 1885, nº 12 ; (avec un résumé français).

Yeo, « The Latent Period » (*Journal of Physiology*, t. IX, 1888, pp. 396-453).

Burdon Sanderson, « Photograph. Darstellung etc. » (*Centralblatt für Physiologie,* t. IV, 1890, p. 185).

Cowl, « Mechanisches Latentstadium des Gesammtmuskels » *Archives de* Du Bois-Reymond, 1889, pp. 563-568).

Il faut ajouter aux données contenues dans ces travaux les recherches de M. H. de Varigny, mentionnées plus haut. De l'ensemble de ces recherches il résulte que le temps perdu est plus petit qu'on ne l'avait supposé jadis, et voisin de 0,006 ou 0,008, comme je l'avais trouvé pour l'écrevisse.

D'ailleurs on trouvera plus loin d'autres détails sur la variation de cette période latente.

10 grammes par exemple. Les deux courbes musculaires M P, M′ P′ de la figure 8, montrent bien cette différence [1].

Après avoir étudié l'excitation directe du muscle, il convient d'étudier l'excitation médiate, à savoir celle qui a lieu par l'entremise du nerf ou des ganglions. Pour ce qui concerne le nerf, je n'ai rien de particulier à en dire, attendu que les phénomènes m'ont paru assez analogues à ceux qu'on observe sur la grenouille, et ne présentant pas pour le moment de détails intéressants.

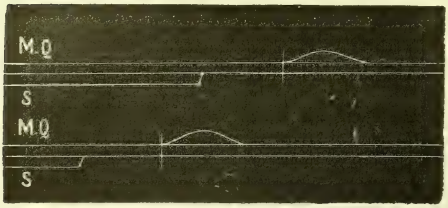

Fig. 7. — Vitesse du muscle de la queue excité par un courant faible. — Vitesse maximum du cylindre.

L'excitation des ganglions ne produit presque jamais la contraction de la pince; au contraire, constamment elle provoque une contraction de la queue. Pour exciter les ganglions, je mettais un des pôles excitateurs dans la bouche de l'animal : l'autre pôle était enfoncé sous la partie dorsale de la carapace, entre le segment caudal et le segment thoracique. Lorsque les pôles sont ainsi placés, chaque fois qu'il y a passage d'un courant électrique d'induction, il y a un mouve-

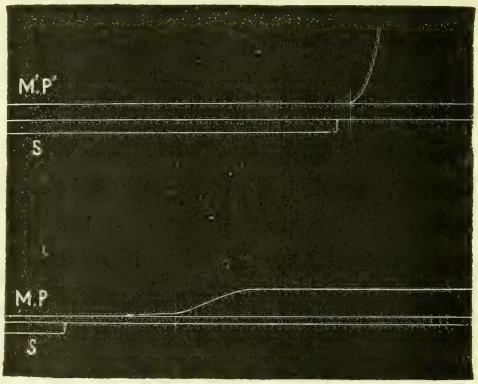

Fig. 8. — Vitesse du muscle de la pince chargé de 100 grammes (M P) et du même chargé de 10 grammes (M′ P′). — Vitesse maximum du cylindre.

1. Cette expérience a été répétée par M. Yeo, et lui a donné le même résultat, avec une netteté parfaite.

ment de contraction dans la queue : quant à la pince, ou elle reste immobile, ou elle se dilate.

On peut mesurer ainsi la vitesse avec laquelle l'excitation ganglionnaire se transmet au muscle caudal : c'est à l'étude de ce phénomène que sont consacrées les figures 9, 10 et 12.

Nous ferons d'abord remarquer que la force de la contraction ne dépend plus de la force de l'excitation que dans d'étroites limites. Si on gradue, avec la bobine de Du Bois-Reymond, le courant électrique de manière à employer le plus faible courant qui puisse exciter les ganglions, et si on augmente graduellement l'intensité du courant, on voit qu'avec un courant excitateur très voisin du courant excitateur minimum la contraction est tout aussi énergique qu'avec l'excitation maximum.

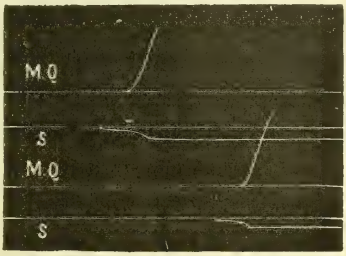

Fig. 9. — Vitesse de l'excitation ganglionnaire faible. — Courant de rupture. — Vitesse maximum du cylindre.

Les choses se passent donc différemment, selon qu'on excite le muscle ou les ganglions. Pour le muscle, à une excitation forte répond une contraction forte; à une excitation faible, répond une contraction faible. Pour les ganglions, au contraire, une excitation, qu'elle soit forte ou faible, provoque une contraction identique (ou du moins très peu différente). Ce phénomène en réalité est facile à comprendre : lorsque les ganglions sont excités, ils provoquent la contraction du muscle, et cela toujours de la même manière. Qu'ils soient excités plus ou moins fortement, ce n'est plus l'excitation électrique qui est transmise au muscle, mais l'excitation ganglionnaire, qui est peut-être toujours identique, ou du moins présente des différences moins notables que celles qu'on peut produire en employant des courants électriques d'intensité différente.

Sur les figures 9, 10, 11 et 12 on ne peut pas voir cette

identité dans la contraction musculaire provoquée par l'excitation forte ou faible des ganglions nerveux. Pour ne pas multiplier les figures, nous n'avons pas reproduit les courbes obtenues ainsi, mais on peut bien voir quelle est la vitesse de la transmission nerveuse par les ganglions.

Prenons, en effet, les figures 9 et 10 où l'excitation ganglionnaire a provoqué une contraction de la queue, et comparons le retard de cette contraction au retard de la contraction musculaire directe étudiée plus haut (fig. 6); nous verrons très bien que le retard musculaire proprement dit est à peine d'un centième de seconde, tandis que le retard ganglionnaire est de de 2,5 centièmes de seconde au moins. Sans nous en tenir à ces chiffres qui, par suite de la difficulté des mesures rigoureuses, ne doivent pas être regardés comme absolus, nous pouvons conclure que, par suite du passage (et probablement de la transformation) de l'excitation à travers les ganglions, il y a un retard total égal à 3, en admettant que le retard du muscle excité directement est égal à 1.

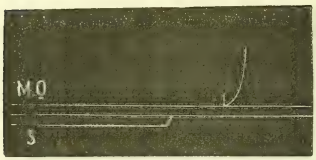

Fig. 10. — Vitesse de l'excitation ganglionnaire forte. — Courant de rupture. — Vitesse maximum du cylindre.

En comparant le retard des tracés de la figure 9 où l'excitation a été faible (minimum), et le retard du tracé de la figure 10, où l'excitation a été très forte (au n° 6 de la bobine alors que l'excitation minimum était au n° 15), on peut voir que le retard est le même dans les deux cas, et qu'il n'a pas varié avec la force de l'excitation. En cela les ganglions ne se comportent pas comme les muscles; et on pourra comparer les deux tracés (fig. 9 et 10) où le retard est le même (excitation ganglionnaire) aux deux tracés (fig. 6 et fig. 7) où le retard a varié avec la force de l'excitation. (Excitation musculaire directe.)

Dans toutes ces expériences, nous avons pris comme excitateur le courant de rupture, c'est-à-dire le courant provoqué

dans la bobine induite par la rupture brusque du courant de pile, inducteur. En général, le courant de rupture agit, soit

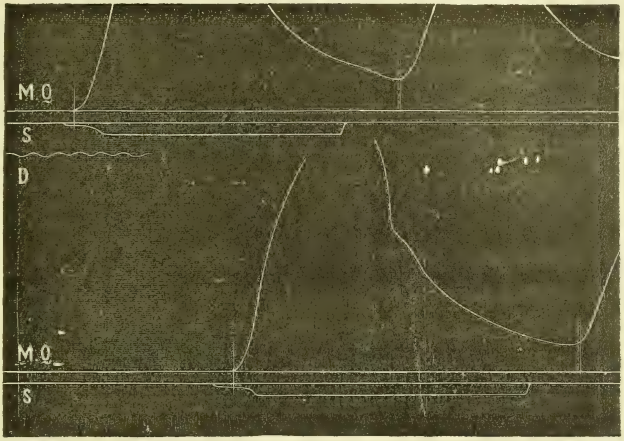

Fig. 11. — Vitesse d'une excitation ganglionnaire forte. — Contraction de la queue. — Vitesse maximum du cylindre.

sur le muscle, soit sur les ganglions, bien plus énergiquement que le courant de clôture. Sur les figures 1 et 2, entre autres, on voit bien que le courant de clôture est inactif, ou à peu près, tandis que le courant de rupture excite seul le muscle. Lorsque le courant est fort, il y a une contraction à la clôture comme à la rupture. Mais on ne peut prendre ce courant de clôture comme signal pour mesurer les retards produits. Au moment où le courant de pile passe dans le signal électrique, il tend à abaisser le petit style inscripteur du signal, mais, par suite de la résistance du fil de caoutchouc qui tient le style tendu, peut-être aussi par suite de la nature même du courant de clôture, il y a un retard très marqué dans l'inscription électrique de

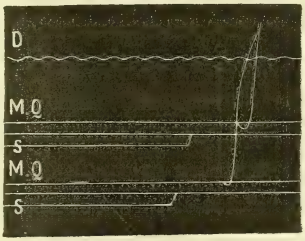

Fig. 12. — Vitesse d'une excitation ganglionnaire faible. — Contraction de la queue. Courant de clôture. — Vitesse maximum du cylindre.

la clôture du courant. Sur les figures 11 et 12, on voit que le retard *paraît* très faible lorsque l'on prend comme point de repère le signal de clôture du courant. Dans la figure 11 notamment, où sont inscrits les deux signaux de clôture et de rupture, on peut voir qu'au signal de clôture le retard paraît presque nul, tandis qu'il est près de quatre fois plus considérable avec le signal de rupture. C'est ce dernier seulement dont il faut tenir compte, car le signal de clôture ne s'est inscrit sur le cylindre qu'avec plus de lenteur, et n'a pas donné par conséquent d'indications instantanées.

Les faits peuvent se formuler ainsi :

1° La contraction de la pince est longue (fig. 2), la contraction de la queue est brève (fig. 1);

2° Par suite de cette longueur dans la contraction, le tétanos physiologique, pour le muscle de la pince, survient avec des excitations même très éloignées, alors qu'il faut des excitations très rapprochées pour produire la fusion des secousses musculaires de la queue (fig. 3);

3° Les deux muscles excités directement ont le même retard. Ce retard, pour des excitations fortes, est un peu moindre qu'un centième de seconde (fig. 4, 5, 6);

4° Avec des excitations faibles, le retard est bien plus considérable qu'avec des excitations fortes (fig. 5, 6, 7);

5° Lorsque le muscle est chargé d'un poids très lourd, sa contraction est beaucoup plus lente (fig. 8);

6° Le retard total, quand l'excitation se fait par l'intermédiaire des ganglions nerveux, est d'environ 0,025 de seconde. Ce retard ne varie pas ou varie peu avec l'intensité de l'excitation (fig. 9, 10, 11); le retard propre aux centres ganglionnaires est d'environ 0,015 de seconde;

7° On emploiera le signal de rupture pour mesurer les vitesses à l'aide des signaux électriques (fig. 11 et 12).

III

Du tétanos physiologique des muscles de l'écrevisse.

Si l'on se reporte à la figure 2, on verra que, l'excitation électrique restant invariable, la force de la contraction musculaire va en diminuant, et cela avec une très grande rapidité. Tandis que le muscle de la grenouille conserve pendant longtemps la même excitabilité, le muscle de la pince devient rapidement inactif, au moins lorsqu'il est excité par des courants électriques isolés et espacés.

Souvent même cette disparition rapide de l'excitabilité est plus remarquable encore. Si l'on prend une écrevisse bien vivante, et qu'on détache sa pince pour l'exciter par l'électricité, alors qu'elle est séparée du corps, on voit, après quelques contractions assez fortes, le muscle devenir tout à coup inexcitable. Tantôt l'excitabilité disparaît peu à peu, lentement, les contractions devenant de plus en plus faibles, comme on le voit dans la figure 1, tantôt, au contraire (et c'est presque aussi fréquent), l'excitabilité disparaît tout d'un coup : la dernière contraction est encore très forte, tandis que les excitations suivantes n'amènent aucun mouvement dans le muscle.

D'ailleurs le muscle de la queue s'épuise aussi très rapidement; et nous pourrons tout à l'heure donner par des tracés la démonstration du fait.

Toutefois entre l'excitabilité des deux muscles il y a une différence considérable. Pour le muscle de la queue, l'épuisement est réel, tandis que pour la pince l'épuisement n'est qu'apparent, masqué pour ainsi dire, puisque avec des excitations appropriées il reprend toute sa puissance.

A cet effet, examinons ce qui se passe quand on soumet l'un ou l'autre muscle à des excitations, non plus isolées, mais très rapprochées et fréquentes, capables de produire le tétanos physiologique.

Avec le muscle de la queue, le tétanos atteint rapidement son maximum, et disparaît aussi très rapidement : de sorte qu'après trente à cinquante contractions tout au plus, la contractilité musculaire diminue rapidement ; le muscle se fatigue, s'épuise, et, au bout d'une minute environ, n'est plus excitable.

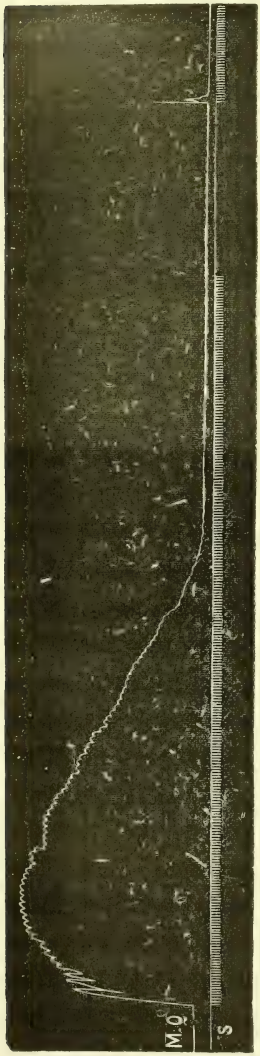

Fig. 13. — Tétanos du muscle de la queue. — Excitation par les ganglions. — Épuisement rapide.

La figure 13, qui indique bien ce phénomène, est, à plusieurs points de vue, assez instructive. On voit d'abord que, malgré la fréquence des excitations, la fusion des secousses n'est pas complète, ainsi que nous l'avions fait remarquer plus haut (voyez la figure 3). A mesure que le muscle se fatigue, la distinction entre les diverses secousses devient de moins en moins nette, car l'effet général de la fatigue est de rendre les secousses musculaires moins brèves et de les allonger. De plus le tétanos disparaît rapidement, pour faire place à un état qui n'est pas le repos, mais le relâchement, l'épuisement du muscle. Par le fait de cet épuisement, le muscle a perdu une partie de sa tonicité ; aussi est-il plus relâché qu'avant sa contraction ; et cela se voit bien sur le tracé, car la courbe musculaire (M Q) descend après la contraction bien plus près de la ligne des signaux qu'avant la contraction. Enfin un repos de quelques instants, d'une seconde à peine, a suffi pour rendre au muscle un cer-

tain degré de contractilité ; mais cette contraction nouvelle, qu'on peut voir à la droite du tracé, est très faible et dure très peu de temps.

Cette contraction que certains auteurs appellent *initiale*, paraît due tout simplement à la réparation du muscle, qui, après avoir été épuisé, se répare très vite, et redevient bientôt excitable. Cependant cette excitabilité ne dure pas longtemps, et, tout de suite après les premières secousses, le muscle est épuisé.

Dans la figure que nous mettons sous les yeux du lecteur, l'excitation portait sur les ganglions. Mais, lorsqu'elle est portée sur le muscle lui-même, le résultat est absolument le même, de sorte qu'on ne saurait dire si la fatigue rapide et l'épuisement dépendent du muscle ou de la chaîne ganglionnaire. Il est probable que les ganglions s'épuisent aussi très rapidement; mais l'épuisement rapide est absolument certain pour le muscle qui ne peut guère se contracter plus de trente fois de suite, et dont le tétanos est toujours rapidement terminé au bout d'une minute à peine.

Il y a lieu de se demander si l'écrevisse ne peut réellement faire avec sa queue un effort musculaire plus considérable et plus prolongé. Or, en examinant les mouvements de natation des écrevisses placées dans un vivier ou dans un aquarium, on voit qu'elles ne peuvent jamais nager pendant plus d'une demi-minute ou une minute au plus. Au bout de ce temps elles regagnent le fond, et ne font plus de mouvements avec leur rame caudale, sans s'être reposées pendant plusieurs minutes. De même une écrevisse retirée de l'eau fera avec sa queue des mouvements de nage précipités; mais ces mouvements ne dureront pas longtemps, la queue n'aura guère qu'une vingtaine de contractions tout au plus; et il faudra un repos de quelques minutes pour qu'elles puissent reprendre.

Il y a donc, ici encore, une harmonie admirable entre la fonction physiologique de l'organe et les mœurs de l'animal. La queue doit faire des mouvements brefs, saccadés : et son

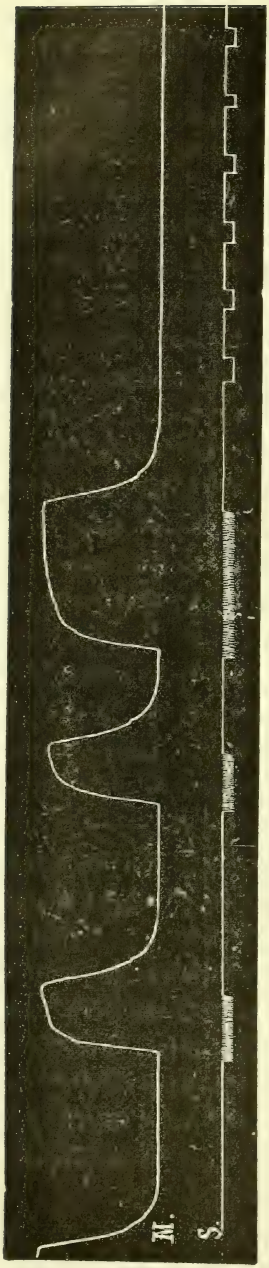

Fig. 14. — Addition latente dans le muscle de la pince.

muscle a une contraction brève et saccadée. Comme la rame caudale ne sert pas pour de longues courses, mais pour transporter l'animal à de toutes petites distances, le muscle n'est pas apte à se contracter pendant longtemps, et s'épuise avec une rapidité extrême. Quant à savoir ce qui est cause et ce qui est effet dans cet accord entre les fonctions de l'organe et les propriétés du tissu, c'est une question, à notre sens, insoluble, et par conséquent dépourvue d'intérêt immédiat.

Le muscle de la pince se comporte tout différemment; mais, pour faire bien comprendre les divers phénomènes de la contraction tétanique de la pince, il me sera nécessaire de revenir sur quelques points que j'ai étudiés ailleurs [1].

En effet, j'ai pu démontrer qu'il n'y avait pas seulement addition apparente, visible, des diverses secousses musculaires d'un muscle, mais qu'il y avait encore une addition latente, une *sommation* d'excitations en apparence inactives, mais agissant cependant sur le muscle. Pfluger, Setschenoff, et d'au-

1. *Recherches expérimentales et cliniques sur la sensibilité.* Th. in. Paris, 1877. Ces expériences ont été résumées dans une note qui a paru dans les *Comptes rendus du laboratoire de* M. Marey, 1877, t. III, p. 97-105.

tres auteurs avaient démontré que cette addition latente existe pour la moelle épinière; mais j'ai pu généraliser le fait, et montrer que cette addition latente existe pour le système cérébral sensitif et aussi pour les muscles.

On voit sur la figure 14 la démonstration de ce phénomène. Les excitations isolées qui sont à la droite du tracé ne provoquent aucun mouvement dans le muscle, tandis que ces mêmes excitations, étant très rapprochées, provoquent un mouvement (courbe myographique M).

Aucun muscle peut-être ne présente avec autant de netteté le phénomène de l'addition latente que le muscle de la pince; cependant on peut l'observer aussi sur le gastrocnémien de la

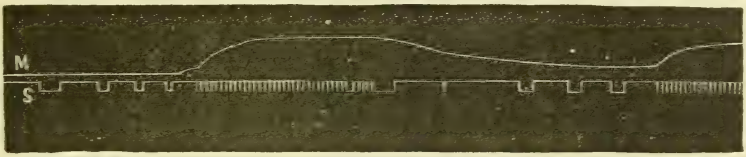

Fig. 15. — Addition latente dans le muscle de la grenouille.

grenouille. En graduant l'intensité des courants électriques de manière que les excitations isolées n'agissent pas du tout sur les nerfs, on parvient à provoquer une contraction lorsque les excitations sont très rapprochées. Sur la figure 15, où est reproduite la contraction du muscle de grenouille, on peut voir que le phénomène de l'addition latente est aussi très net sur cet animal : le muscle ne se contracte que lorsque les excitations électriques sont très rapprochées.

Nous pouvons donc admettre que le fait de l'addition latente des excitations dans le tissu musculaire est un fait général, quoiqu'il soit évidemment bien plus accentué dans le muscle de la pince que dans tout autre muscle.

Revenons maintenant à l'excitabilité du muscle de la pince : nous avons vu que, soumis à des excitations électriques isolées, il perd rapidement sa contractilité. En réalité, sa contractilité est loin d'être épuisée, car, lorsqu'on fait agir sur lui des

excitations très rapprochées, il reste encore pendant longtemps excitable ; de sorte qu'il ne faudrait pas conclure que le muscle s'épuise rapidement, mais seulement qu'il perd rapidement le pouvoir d'être excité par des courants électriques isolés. A ce point de vue, il y a donc une très grande différence entre la queue et la pince. Sous l'influence d'excitations isolées, la queue et la pince perdent rapidement leur excitabilité. Mais il y a cette différence que, pour la queue, l'épuisement est complet et définitif, tandis que la pince conserve encore, et pendant longtemps, toute sa puissance contractile, pouvant être encore excitée par des excitations électriques très rapprochées.

Quant à la forme du tétanos de la pince, elle présente des particularités assez intéressantes et qui n'ont pas encore été étudiées.

Si l'on soumet le muscle à des courants électriques se succédant rapidement, mais assez faibles pour ne pas produire le rapprochement complet et persistant des deux branches de la pince, on voit que, quoique les courants ne cessent pas d'exciter le muscle, la branche mobile s'écarte et se rapproche successivement avec une sorte de rythme très régulier. Cette forme de tétanos rythmique, qu'on peut voir inscrite à la courbe myographique de la figure 16, est très remarquable, et on ne la retrouve guère sur les muscles des vertébrés, tandis qu'elle se voit très bien chez beaucoup d'invertébrés.

Il est assez difficile d'en donner une interprétation satisfaisante. Peut-être s'agit-il d'un épuisement de l'excitabilité, épuisement survenant très vite, et amenant le relâchement du muscle. Mais, une courte période de repos étant suffisante pour rendre au muscle sa contractilité, la contraction recommence de plus belle, et ainsi de suite. Ces alternatives d'épuisement et de réparation expliquent la succession de contractions et de relâchements du muscle.

Il faut remarquer combien ce tétanos rythmique est analogue à la contraction cardiaque. Lorsqu'on excite le cœur de la grenouille, par exemple, avec une série de courants élec-

triques, d'intensité moyenne, on voit le cœur se contracter rythmiquement : or ces mouvements de diastole et de systole cardiaques offrent une grande analogie avec le tétanos rythmique du muscle de la pince. On peut donc, jusqu'à un certain point, supposer qu'il y a dans le muscle de la pince un système ganglionnaire analogue à celui qui existe dans le muscle cardiaque[1].

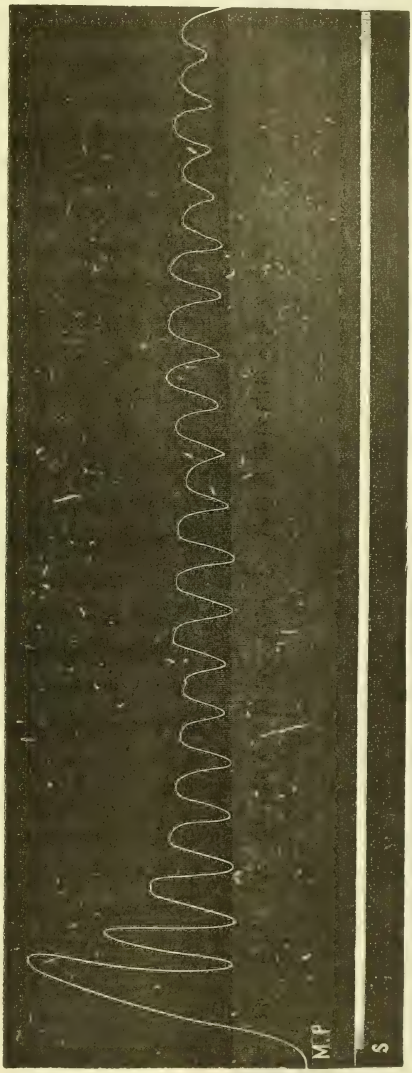

Fig. 16. — Tétanos du muscle de la pince. — Forme rythmique spéciale à ce muscle.

En étudiant le tétanos du muscle caudal, nous avons vu que ce tétanos est de très courte durée et qu'au bout d'une minute au plus, le muscle est complètement épuisé. La force contractile de la pince

1. Cette hypothèse que j'avais émise en 1878 est probablement erronée; car il n'y a pas de ganglions dans la pince de l'écrevisse, ainsi que M. Biedermann l'a montré. Il est au contraire assez vraisemblable que la fonction rythmique est une propriété générale du tissu musculaire, même lorsqu'il est dépourvu de ganglions. La pointe du cœur dépourvue de ganglions est aussi animée de mouvements rythmiques.

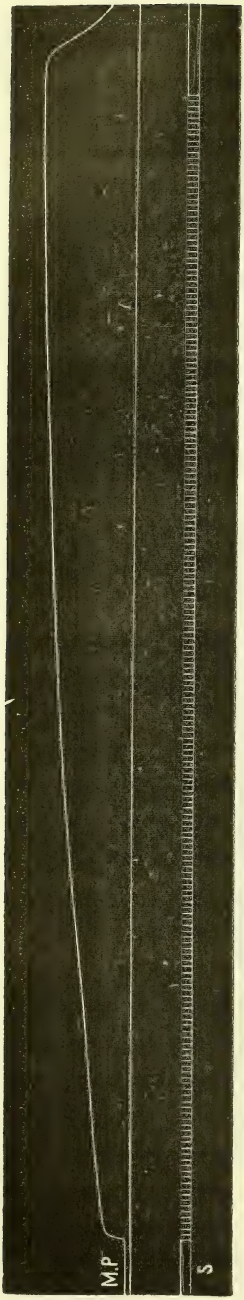

Fig. 17. — Addition des excitations à très longue distance. — Tétanos de la pince. — Figure réduite de 1/3.

offre avec celle de la queue un contraste très frappant. Si, en effet, on soumet le muscle de la pince à des excitations électriques prolongées, le muscle restera en contraction pendant tout le temps que passeront les courants électriques, et même, en se plaçant dans certaines conditions que je déterminerai tout à l'heure, la constriction ira toujours en augmentant, ainsi que le montre le tracé de la figure 17. La courbe myographique M P va en s'éloignant de plus en plus de la ligne des signaux S, ce qui indique que la branche mobile de la pince se rapproche de plus en plus, et très lentement, de la branche fixe.

En comparant cette figure à la figure 13, on fera un rapprochement très instructif. On verra, en effet, quelle différence il y a entre le muscle caudal qui s'épuise si rapidement, et le muscle constricteur de la pince, qui, à mesure qu'il est excité, continue sans s'épuiser à se contracter de plus en plus fortement.

Naturellement, pour observer cette constriction de plus en plus puissante de la pince, pendant qu'elle est soumise à des excitations répétées, mais d'intensité toujours égale, il ne faut pas employer des courants électriques trop intenses, car alors le muscle arrive d'emblée à son maximum de contraction, et le rap-

prochement de la branche fixe et de la branche mobile limitera aussitôt le mouvement. Aussi doit-on agir avec des courants modérés. Dans ces conditions, si le muscle n'est pas fatigué, on voit que la constriction totale ne survient qu'avec une grande lenteur, comme cela est indiqué dans la figure 18.

L'expérience réussit encore mieux si l'on prend soin de charger le muscle d'un poids assez lourd. Alors, avec des courants d'intensité moyenne, on obtient une constriction extrêmement lente, plus lente encore que celle qui est marquée à la figure 18, et qui, pour être totale, peut demander jusqu'à cinq ou six minutes de durée.

Si l'on fait agir sur le muscle de la pince des courants électriques très intenses, la constriction totale est immédiate : il est intéressant de rechercher ce qui se passe lorsque l'excitation continue ainsi pendant longtemps.

Contrairement à ce qu'on connaît pour les autres muscles, le muscle de la pince, excité constamment ainsi, ne se relâche pas. Si, au bout de cinq à six minutes environ, on cesse l'électrisation, on voit que le muscle se relâche immédiatement et que, par conséquent, il était encore excité et excitable. Mais qu'on attende plus longtemps, une demi-heure par exemple, alors le muscle ne se relâche plus et reste contracturé[1].

Si même on cherche à le faire revenir à sa position primitive en écartant la branche mobile, on sent qu'il faut un effort notable pour écarter cette branche ; et, quand on cesse de l'écarter, elle revient à l'état de constriction. D'ailleurs le muscle à ce moment n'est plus excitable, et la rigidité cadavérique a remplacé la contraction, directement, sans qu'une période de relâchement succède à la contraction active.

1. Évidemment, ces mesures du temps écoulé ne peuvent pas être regardées comme absolues ; elles sont essentiellement relatives, et dépendent de l'état des muscles, de l'intensité et de la fréquence des courants, de la température, du poids dont le muscle est chargé, etc.

Ces divers phénomènes montrent bien le contraste complet qui existe entre la contractilité du muscle de la queue et celle du muscle de la pince. Ici encore il y a synergie entre les fonctions de l'organe et les propriétés du tissu. Le muscle de la pince semble constitué surtout pour la solidité. Une fois qu'un objet est pris entre les branches, celles-ci se resserreront de telle sorte que l'objet ne pourra plus s'échapper. Si cet objet est un animal vivant, une proie qui se débat, par exemple, les efforts n'auront pour résultat que d'augmenter la constriction. La constriction peut durer indéfiniment : le muscle *mourra plutôt que de lâcher*. Quelle différence entre cette contraction persistante, indéfinie, et la contraction de la queue qui dure à peine une demi-minute !

Il est enfin un autre phénomène qui n'est probablement pas particulier au muscle de la pince, mais qu'on n'a pas encore, que je sache, observé sur d'autres muscles. Le muscle soumis à une longue série d'excitations électriques d'intensité moyenne se contracte avec une grande lenteur, comme on peut le voir sur les courbes myographiques de la figure 17 et de la figure 18 (gauche du tracé). Si l'excitation cesse, en A par exemple, le muscle se relâchera aussitôt; mais si, le muscle s'étant relâché pendant quelques instants, on l'excite de nouveau avec des courants d'intensité et de fréquence égales à celles des courants précédents, on verra le muscle se contracter bien plus rapidement. La courbe myographique de la figure 18 montre cette différence mieux que ne pourraient le faire de longues descriptions. Les courbes B′ et C′ sont très rapides, alors que la courbe précédente est très longue; et cependant les excitations n'avaient pas subi de changements, étant de même intensité et de même fréquence.

Cette expérience, répétée bien souvent, donne toujours les mêmes résultats. Elle semble assez paradoxale ; car elle paraît prouver que le muscle, loin de se fatiguer, devient plus facilement excitable, après avoir été quelque temps excité. Peut-être faut-il voir là un effet d'addition latente à très longue

distance; les excitations antérieures s'étant accumulées, pour ainsi dire, dans le muscle, de manière à augmenter son excitabilité pour les excitations consécutives. Quoi qu'il en soit de ces hypothèses (assez peu satisfaisantes), le fait n'en est pas moins incontestable. Ce sont ces faits paradoxaux, d'interprétation difficile ou impossible, qui ont le plus d'intérêt en physiologie, car ils peuvent mettre sur la voie de phénomènes nouveaux qu'on ne connaissait pas. Telle est la raison qui me fait insister sur cette expérience, quoique je n'en puisse donner d'explication vraisemblable. Elle nous montre, en tout cas, qu'il y a dans les modifications du tissu musculaire pendant la contraction, bien des phénomènes que nous ne connaissons pas encore[1].

Résumant les principaux faits exposés dans ce chapitre nous conclurons ainsi :

1° Le muscle de la queue s'épuise très rapidement (fig. 13) : il a un tétanos de courte durée, et ne peut guère donner plus de trente à quarante contractions de suite;

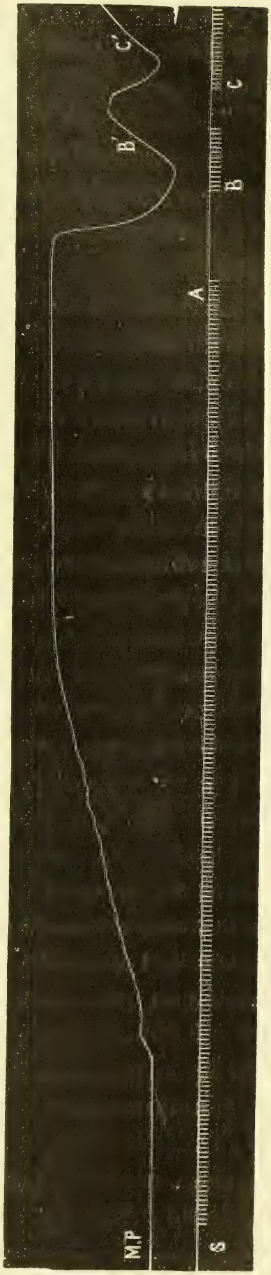

Fig. 18. — Tétanos de la pince. — Effets de l'excitabilité plus grande après l'excitation. — Figure réduite de 1/3.

1. J'ai donné, dans mes *Leçons sur les muscles et les nerfs*, la démonstration plus détaillée de cette excitabilité croissante.

2° Le muscle de la pince, excité par des courants électriques isolés, paraît s'épuiser très rapidement (fig. 2, fig. 14);

3° Cependant, en réalité, son excitabilité est conservée, et elle se manifeste lorsqu'on le soumet à des excitations électriques très rapprochées (fig. 14);

4° Le tétanos du muscle de la pince est quelquefois rythmique (fig. 16);

5° Le muscle de la pince, excité pendant très longtemps par des courants électriques, ne se relâche pas. Sa contraction pendant cinq à six minutes devient de plus en plus forte (fig. 17), et il entre en rigidité cadavérique plutôt que de se relâcher. Il y a donc une différence considérable entre le tétanos fugitif du muscle de la queue, et le tétanos, persistant jusqu'à la mort, du muscle de la pince;

6° Le muscle de la pince, ayant été excité pendant quelque temps, devient plus excitable (fig. 18).

IV

Du temps perdu du muscle et des ganglions nerveux.

On a vu dans un chapitre précédent que j'avais trouvé pour la durée moyenne de l'excitation latente du muscle 0,01 de seconde : toutefois, sur des muscles très frais, j'avais constaté que cette durée est un peu moins grande, soit de 0,008 à 0,009 de seconde.

Or les expériences qui m'avaient permis de donner cette détermination avaient été entreprises en hiver et par des temps froids assez rigoureux. Ce fait n'est pas indifférent, car l'écrevisse, comme chacun sait, est un animal à température variable de même que la grenouille. Il est donc tout simple que les résultats obtenus à des températures différentes ne

soient pas tout à fait comparables. Et en effet, si l'on expérimente sur des écrevisses d'été, non seulement la forme de la contraction est modifiée, mais encore la durée de l'excitation latente est devenue très différente.

Comme il est très important, pour bien apprécier ces légères différences, d'être exactement fixé sur la valeur des procédés expérimentaux qu'on met en usage, je dirai d'abord comment j'ai mesuré la période d'excitation latente.

Afin de supprimer le retard (si léger qu'il soit) dû aux appareils récepteurs, myographe indirect, tambour à levier, etc., je me suis toujours servi du myographe direct. La patte de l'écrevisse était maintenue immobile sur une planchette de liège par une tige aplatie à son extrémité. Cette tige était fixée par un support sur lequel on pouvait la visser. A la branche mobile de la pince était adapté un fil (le plus court possible) qui mettait en mouvement le style inscripteur. Pour avoir des données positives sur les poids tendant le muscle, j'ai supprimé le ressort antagoniste qui, dans la construction de ce myographe, est destiné à tendre le muscle. Le poids tendant le muscle était suspendu par un fil attaché au style inscripteur, et qui passait sur une poulie mobile. De cette manière, le muscle étant légèrement tendu par le poids, il n'y a vraisemblablement qu'une très minime et négligeable perte de temps due à l'inertie de l'appareil.

En second lieu, pour être certain que le signal électrique était toujours en rapport exact avec le style inscripteur, chaque fois que l'expérience était terminée, je faisais repasser de nouveau les deux plumes sur le cylindre, et j'indiquais en faisant mouvoir le style inscripteur sur le cylindre immobile les points précis répondant à la clôture ou à la rupture du courant de pile. Cette précaution, inutile dans la plupart des cas, est indispensable lorsqu'on opère, ainsi que je l'ai fait, alors que le muscle est déjà contracté et que la courbe musculaire a quitté la ligne de repos. En effet, par suite du mouvement curviligne de la plume, la secousse musculaire ne

s'inscrit pas suivant une ligne droite, mais suivant une ligne courbe très inclinée [1].

Pour avoir une période d'excitation latente aussi courte que possible, il faut prendre des muscles frais, et les tendre par un poids modéré (environ 10 grammes pour une pince d'écrevisse de dimension moyenne). En procédant ainsi, j'ai trouvé sur les écrevisses d'été (bien plus excitables que les écrevisses d'hiver), que la durée de l'excitation latente varie de 0,006 à 0,008. Il y a des différences notables entre les divers individus. Ces différences me paraissent tenir principalement à l'état de maladie ou de santé des écrevisses en captivité.

Ainsi nous avions constaté qu'en hiver la durée de l'excitation latente est en moyenne de 0,009 : en été, cette durée est différente, et le chiffre qui résulte de mes expériences me paraît être 0,007 en moyenne [2]. Donc, à mesure que l'excitabilité va en augmentant, la durée du temps perdu va en diminuant.

Ce ne serait pas assez que de constater simplement cette diminution de la durée de l'excitation latente sous l'influence de la température. En effet, ainsi que nous aurons l'occasion de le montrer dans un chapitre suivant, le muscle en état de contraction, soit latente, soit apparente, est plus excitable que lorsqu'il est en état de repos. Or, si l'on mesure la période d'excitation latente à la première, à la seconde, à la troisième contraction, on voit que, si à la première contraction cette période est d'environ 0,007, pour les contractions consécutives, cette période est au moins diminuée de moitié, et atteint à peine 0,004 de seconde.

1. Si l'on n'a pas cette précaution de prendre comme point de repère la courbe musculaire au lieu de la ligne droite, on a des résultats tout à fait erronés. Rosenthal, dans l'analyse d'un travail de Lamansky (*Jahresber.* de Virchow, 1868, p. 104), a déjà fait cette remarque. Voyez d'ailleurs plus loin (fig. 6, p. 236) combien les courbes musculaires, lorsqu'elles sont un peu élevées, s'éloignent de la perpendiculaire à la ligne de repos qu'on tracerait à l'origine de la secousse du muscle.

2. C'est le chiffre que Brucke a trouvé pour la période de l'excitation latente des muscles de vertébrés.

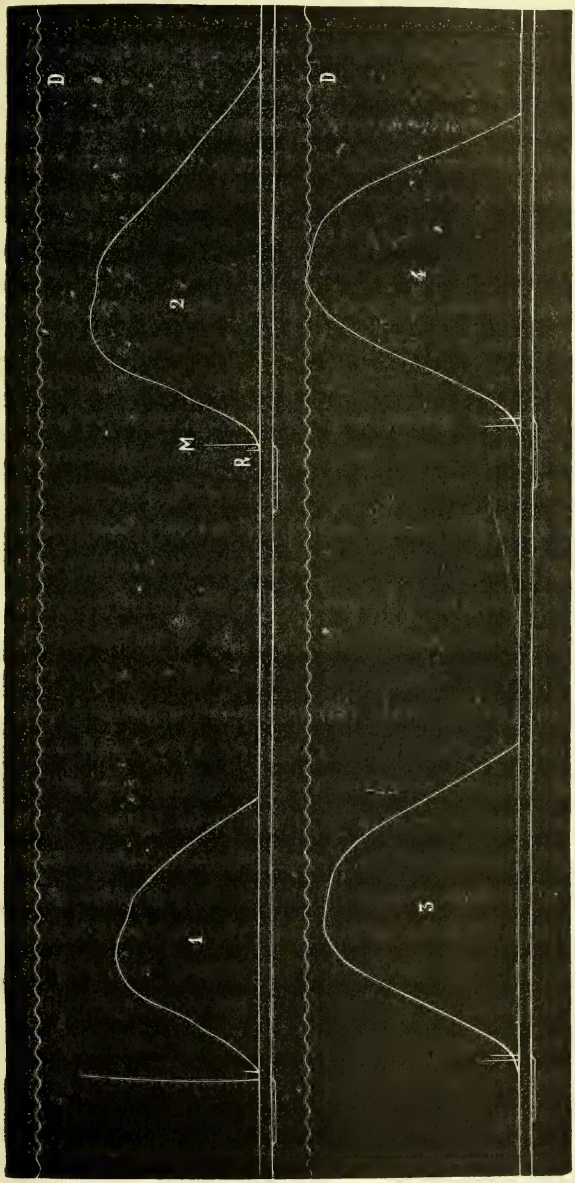

Fig. 19. (reproduite par la photographie). — Temps perdu de la contraction du muscle de la pince. — Vit. maxim. du cylindre.

Dans cette figure, on voit la différence du temps perdu de la première contraction et des contractions subséquentes. Les oscillations du diapason (100 vibrations doubles par seconde) indiquent en centièmes de seconde la vitesse du cylindre. Le premier trait R correspond exactement au signal électrique de rupture. Le second trait M correspond aussi exactement que possible au point de départ de la courbe musculaire. On voit aussi que sur la troisième contraction (n° 3) et la dernière contraction (n° 4), la clôture du courant de pile a provoqué une très légère contraction, qui est très retardée. Notons encore que l'augmentation d'excitabilité se traduit non seulement par la diminution du temps perdu, mais encore par l'élévation plus grande des secousses, ainsi qu'on peut s'en assurer en prenant pour point de repère la ligne où sont inscrites les vibrations du diapason.

J'ai fait sur ce point un grand nombre d'expériences qui parlent toutes dans le même sens. Le plus souvent même les tracés sont plus explicites encore que celui qu'on voit ici (fig. 19), et, si je l'ai préféré, c'est à cause des diverses particularités intéressantes qu'il présente. En tout cas, il résulte de mes expériences que la durée de l'excitation latente du muscle en état de contraction varie entre 0,003 et 0,005 de seconde.

Pour constater cette diminution de durée du temps perdu dans les contractions secondaires du muscle, il n'est pas besoin que le muscle soit contracté. Si l'augmentation de l'excitabilité consécutive aux premières excitations dure encore (voyez le chapitre suivant), toujours le temps perdu est diminué, et aussi bien si le muscle est encore contracté que si le muscle est relâché. Dans la figure 1, le muscle est revenu à son point de départ ; mais j'aurais pu donner des figures où la seconde excitation vient surprendre le muscle alors qu'il est encore contracté sous l'influence de la première excitation.

Il est certain que la différence considérable qui existe entre ce résultat et les résultats obtenus par les auteurs qui nous ont précédés peut jusqu'à un certain point s'expliquer. En effet, exciter un muscle au repos, qui, par conséquent, possède une certaine force d'inertie qu'il faut du temps pour vaincre, c'est tout autre chose que d'exciter un muscle *préparé* à l'excitation par une secousse ou une excitation antérieures. Si l'on a trouvé jusqu'ici 0,01 de seconde, c'est qu'on prenait le temps perdu de la première excitation, tandis que si l'on avait pris le temps perdu de la deuxième ou de la troisième excitation, on aurait trouvé une durée beaucoup moindre.

Au point de vue du contrôle expérimental, le fait que la première excitation m'a donné un temps perdu moyen de 0,008 a une certaine importance. En effet, pour cette première excitation, la seule qu'avaient mesurée les différents physiologistes, j'ai trouvé le chiffre obtenu par eux en général, tan-

dis que, pour les excitations suivantes, toutes les conditions expérimentales restant les mêmes, j'ai trouvé un chiffre moitié moindre : 0,004. Il n'y a donc guère lieu de douter de l'exactitude de ce résultat, et on peut admettre comme extrêmement vraisemblable que la durée minimum du temps perdu tend vers 0,003. Or, ainsi que le fait avec raison remarquer M. Gad, c'est le chiffre minimum qui est le véritable nombre exprimant le temps qu'il faut au tissu musculaire pour répondre à l'excitation, car toutes les causes d'erreur tendent évidemment à augmenter la durée du temps perdu.

On ne peut pas admettre avec M. Gad que, si le temps

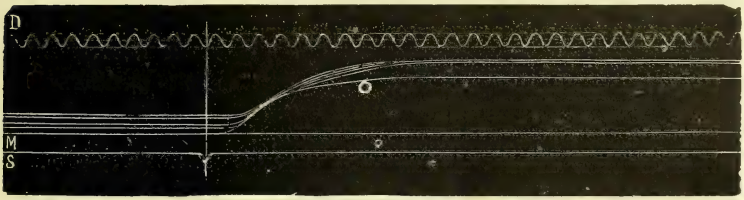

Fig. 20. — Influence de la fatigue sur le temps perdu du muscle de la pince. — Vitesse maximum du cylindre.

perdu a été trouvé par les physiologistes plus long qu'il n'est en réalité, cela dépend de la tension des parties accessoires (tendons, aponévroses) du muscle ; car, dans nos expériences, ainsi qu'on peut le voir sur le tracé de la figure 19, la tension des parties n'avait pas varié. Il s'agit là évidemment d'une modification moléculaire du muscle, telle qu'il est devenu plus excitable. Or, à mesure qu'il est plus excitable, la durée de l'excitation latente diminue.

M. Mendelssohn a observé un fait analogue. Toutefois il ne me semble pas qu'il en ait donné l'explication tout à fait rationnelle. Suivant lui, le muscle contracté, raccourci, a une période d'excitation latente plus courte. Or il n'est pas nécessaire, pour trouver un temps perdu très petit, qu'il y ait un raccourcissement préalable du muscle ; il suffit que le muscle soit dans cet état particulier de contraction latente sur lequel

j'insisterai plus loin. Il est certain, comme l'a vu M. Mendelssohn, comme je l'ai vu ainsi que lui, que le muscle à demi contracté a un temps perdu plus court que le muscle relâché; mais ce temps perdu plus court s'observe aussi, même lorsque le muscle n'est pas raccourci, lorsqu'il est simplement préparé par une excitation antérieure à répondre, par une secousse plus rapide, à l'excitation subséquente.

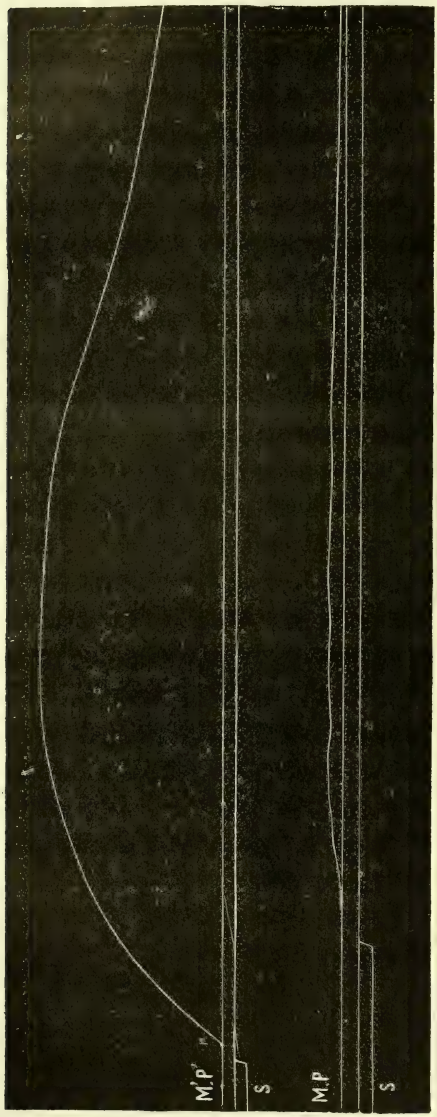

Fig. 21. — Temps perdu comparatif du muscle de la pince excité par un courant fort (M' P') et un courant faible (M P). — Vitesse maximum du cylindre.

Si les excitations sont fortes, à une certaine distance l'une de l'autre (plus d'une seconde d'intervalle), si de plus le muscle est fatigué, alors le temps perdu, au lieu d'aller en diminuant, va en augmentant.

La figure 20 indique ce phénomène. A chaque tour du cylindre se faisait au même point l'excitation électrique, laquelle

est indiquée par le petit trait marqué sur la ligne S des signaux électriques. On voit ainsi que la première excitation a un temps perdu assez court, mais que ce temps perdu va en augmentant (en s'éloignant de plus en plus du trait qui marque les excitations électriques) pour les secousses successives, de sorte que la dernière secousse a un temps perdu qui est environ le double de la première.

Il y a donc, ce semble, une différence assez remarquable entre le temps perdu de plusieurs secousses consécutives selon que ces secousses sont plus ou moins rapprochées. Quand elles sont très proches l'une de l'autre, le temps perdu va en diminuant; mais, si elles sont distantes de plus d'une seconde d'intervalle, le temps perdu va en augmentant, par suite de la fatigue du muscle. Autrement dit, si les secousses sont telles (par leur rapprochement et leur faible intensité) que l'excitabilité du muscle s'accroît, la durée du temps perdu diminue; si au contraire elles sont telles (par leur écartement et leur grande intensité) que le muscle se fatigue, et que son excitabilité diminue, alors le temps perdu augmente.

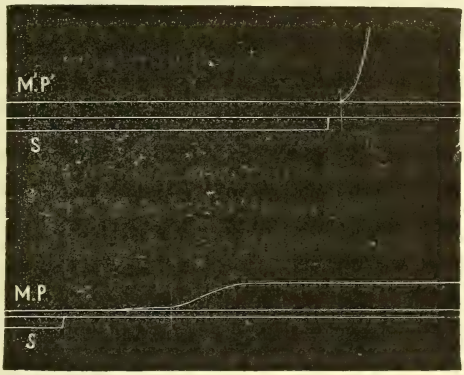

Fig. 22. — Temps perdu du muscle de la pince chargé de 100 grammes (M P) et du même chargé de 10 grammes (M' P'). — Vitesse maximum du cylindre.

Il sera sans doute intéressant de comparer ces figures aux figures données dans la première partie, et on pourra constater :

1° Que le muscle de la pince en hiver a un temps perdu plus long qu'en été;

2° Qu'avec une excitation forte le retard est moindre ;

3° Qu'avec un poids très lourd le retard est plus considérable;

4° Enfin, comme conclusion générale, que le temps perdu du muscle diminue à mesure que l'excitation et l'excitabilité augmentent. Cette durée semble tendre vers un minimum de 0,003 de seconde.

Dans la première partie de ce mémoire nous avons mesuré le retard de l'excitation ganglionnaire, c'est-à-dire le temps nécessaire pour qu'une excitation des ganglions nerveux soit suivie d'effet. Nous avions trouvé un chiffre moyen de 0,025 de seconde, nombre qui exprime la totalité du retard. Or, en admettant 0,01 pour le retard musculaire, il est clair que le retard propre des ganglions nerveux sera alors de 0,015. Il est intéressant de chercher si, par l'effet de la plus grande excitabilité produite par une série d'excitations, on arrive au même résultat avec l'excitation ganglio-musculaire qu'avec l'excitation musculaire directe.

En réalité il en est ainsi, et, alors que la première excitation ganglio-musculaire est suivie d'une réponse très tardive, la seconde est suivie d'une réponse bien plus rapide. On verra dans le tracé ci-joint (fig. 23) la démonstration de ce fait; la première excitation est suivie d'une réponse très tardive, soit, dans l'expérience dont le tracé a été gravé ici, de 0,055 : au contraire la seconde excitation est suivie beaucoup plus rapidement d'une secousse musculaire, et le temps perdu n'est plus alors que de 0,035. Il y a donc entre les deux temps perdus une différence de 0,02; cette différence est beaucoup trop grande pour qu'on la puisse attribuer au temps perdu dans le muscle, et il faut admettre que c'est surtout une différence dans le temps perdu dans les ganglions nerveux. Ainsi, pour les ganglions nerveux comme pour les muscles, la durée de l'excitation latente va en diminuant en même temps que l'excitabilité augmente, et cette excitabilité augmente de la première à la deuxième excitation.

Il faut ajouter que les différences sont beaucoup plus

grandes lorsqu'il s'agit des ganglions que lorsqu'il s'agit des muscles. En effet, si l'on compare la figure 23 à la figure 19, on

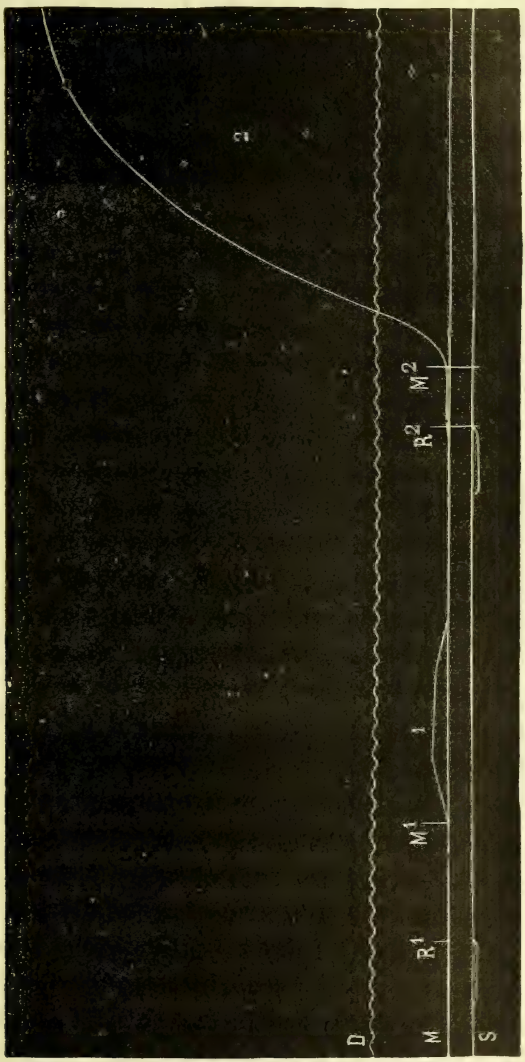

FIG. 23. — Excitation ganglio-musculaire. Temps perdu dans les ganglions et dans le muscle. — Vitesse maximum du cylindre. — On voit aussi sur ce tracé que l'excitabilité a augmenté de telle sorte après la première excitation que le courant de rupture R^1 de la première excitation était resté presque sans effet, tandis que le même courant R^2 a provoqué une très forte secousse[2]. Le courant de clôture provoque une très légère secousse à la seconde excitation, tandis qu'à la première excitation il n'avait rien produit.

1. Première secousse. — 2. Seconde secousse. — D. Diapason. 100 vibrations doubles par seconde.
R^1. Courant de rupture, première excitation. — R^2. Courant de rupture, seconde excitation.

verra que, dans la figure 19, la différence du temps perdu entre la première excitation et la deuxième est de 0,002, tandis

que dans la figure 23 cette différence est de 0,02. J'ai ainsi recueilli un grand nombre de tracés où le temps perdu dans les ganglions était mesuré, et sa durée m'a paru notablement plus considérable que celle que j'indiquais au chapitre II. Ce retard, que j'appelais retard total, et auquel j'avais assigné une durée de 0,025 de seconde, est en réalité, avec des excitations moyennes ou fortes, de 0,03. Or, comme le retard de la secousse musculaire est d'environ 0,008, il s'ensuit que le retard des centres nerveux est plus que 0,02, le temps perdu dans la transmission nerveuse des centres à la patte étant négligeable [1].

Je noterai toutefois que les expériences relatées dans la première partie ne sont pas identiques à celles-ci. En effet, dans les expériences précédentes, auxquelles se rapportent les figures 9, 10, 11 et 12 (voyez plus haut, p. 21 à 23), l'excitation était ganglionnaire, tandis que, dans l'expérience rapportée ici, l'excitation était ganglio-musculaire. Il faut aussi considérer ce fait, c'est qu'avec l'excitation ganglio-musculaire on ne constate pas ce que nous avons signalé avec l'excitation ganglionnaire, et la force de la secousse peut être bien plus facilement graduée en graduant l'intensité de l'excitation électrique. En effet, contrairement à ce que nous avions vu précédemment pour l'excitation ganglio-musculaire, à une excitation forte répond une contraction forte, à une excitation faible répond une contraction faible.

En résumant les différents faits exposés dans ce chapitre, nous arrivons aux conclusions suivantes, qui complètent les conclusions énoncées plus haut :

1. Il faut cependant faire une réserve. MM. Léon Frédéricq et G. Vandevelde, dans un travail sur la physiologie des muscles et des nerfs du homard (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, t. XLVII, juin 1879), ont trouvé que le trajet de la transmission nerveuse était de 8 m. par seconde, ce qui fait pour les 4 centimètres de nerf qui séparent les ganglions du muscle de la pince une durée de 0,005. De plus, ils ont constaté qu'entre l'excitation nerveuse et le mouvement musculaire, il y avait un temps perdu considérable. Ils ont admis que la propagation de l'influx nerveux moteur, dans son passage du nerf au muscle, se ralentit beaucoup dans les dernières ramifications nerveuses.

1° *Le temps perdu du muscle diminue à mesure que l'excitation ou l'excitabilité augmentent;*

2° Le minimum de ce temps perdu est de 0,003 de seconde;

3° Le maximum est de près de 0,02 de seconde;

4° Le temps perdu dans les ganglions diminue à mesure que l'excitation ou l'excitabilité augmentent;

5° Le minimum de ce temps perdu est de 0,025 de seconde;

6° Le maximum peut atteindre 0,06 de seconde. La moyenne est donc de 0,03 à 0,05 de seconde[1].

V

Des différentes périodes de la secousse musculaire.

Les expériences qui m'ont donné la plupart de ces tracés qu'on voit plus haut avaient été faites en hiver, or la forme et l'excitabilité du muscle de la pince sont variables suivant la saison. Il en est des écrevisses comme des grenouilles, et on peut certainement distinguer des écrevisses d'été et des écrevisses d'hiver.

En hiver, la forme de la contraction est très allongée,

1. Peu d'auteurs ont mesuré la durée du temps perdu dans les centres nerveux sous l'influence des excitations électriques. Schiff (*Appendici alle lezioni sul sistemo nervoso encefalico*, 1873, p. 529 et suiv.) a trouvé par trois méthodes différentes que ce temps était 6 à 7 fois plus considérable que le temps de la transmission nerveuse au muscle, soit d'environ 0,06. Franck et Pitres ont trouvé (*Gaz. des hôpitaux*, 1877, n° 149) un retard de 0,045 pour les centres nerveux chez le chien. Exner a trouvé, chez la grenouille, un retard total de 0,0512 (*Arch. de* Pflüger, t. VIII, p. 832). Langendorff a trouvé, chez le même animal, un retard total de 0,0525, ce qui fait pour le retard de l'excitation nerveuse centrale environ 0,035 (*Arch. für. Phys.*, 1879, p. 90 et suiv.). Ces chiffres sont donc assez semblables à ceux que j'ai trouvés sur l'écrevisse, quoique étant un peu plus forts, et l'on peut admettre que le retard de l'excitation nerveuse centrale est de 0,03 à 0,05, en général, et chez des animaux aussi différents que le chien, la grenouille et l'écrevisse.

et on trouve, en prenant pour type la secousse M^1 P^1 (voyez la figure 21, p. 42), les chiffres suivants :

Excitation latente.	0,008 à 0,01 de seconde.
Constriction du muscle.	0,15 à 0,20.
Relâchement du muscle.	1,5 au minimum.

Mais sur des écrevisses d'été on a de tout autres résultats.

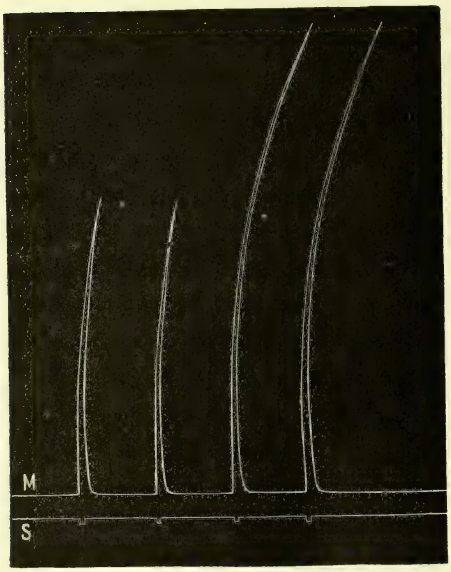

Fig. 24. — Secousses musculaires du muscle de la pince non fatiguée en été.

Ainsi, en comparant la figure ci-jointe (fig. 24) à la figure 26 (p. 55), ou bien encore la figure 19 (p. 39) à la figure 21 (p. 42), on pourra constater qu'il y a une très grande différence entre les courbes myographiques de l'un et l'autre muscle ; cependant, même dans ces conditions, le muscle de la pince se contracte encore avec plus de lenteur que le muscle de la queue du même animal, et aussi que les muscles de la grenouille.

En prenant les courbes musculaires d'écrevisses d'été, enregistrées avec la vitesse maximum du cylindre (voyez plus haut la figure 19, p. 39), on trouve les chiffres suivants :

Excitation latente	0,004 à 0,008.
Constriction du muscle.	0,06 à 0,1.
Relâchement du muscle.	0,1 au minimum.

D'ailleurs il est inutile d'insister sur les chiffres qui expriment les différentes phases de la contraction musculaire,

et cela pour plusieurs raisons, d'abord parce qu'ils donnent une idée moins exacte et moins compréhensible que les tracés myographiques, et ensuite parce que rien n'est plus variable que la forme de la contraction. Il suffit, en particulier, que le muscle ait été fatigué par un petit nombre d'excitations antérieures pour que sa forme soit complètement modifiée.

Le muscle tendu par un poids lourd (20 grammes, par exemple), et le muscle tendu par un poids faible (par exemple 2 grammes), ne se comportent pas de la même sorte. Ainsi pour le muscle qui soulève un poids lourd l'ascension est lente, et la descente brusque, tandis que pour le muscle qui soulève un poids léger l'ascension est brusque et la descente lente. On comprend que les chiffres que je donnerais pour servir de mesure exacte seraient illusoires, car ces deux phases sont relatives, et il ne doit y avoir rien d'absolu dans ces mots : rapidité de la descente ou de l'ascension.

Un point est encore à noter, relativement à la descente très lente du muscle, et, quoiqu'un certain nombre d'observateurs (Helmholtz, Schiff, Hermann, Kuhne) aient fait cette remarque, ils n'y ont peut-être pas attaché l'importance qu'elle mérite. Lorsque le muscle est tendu par un poids très léger, après une excitation faible il ne revient pas à son point de départ, ou du moins c'est avec une grande lenteur, de sorte que la dernière période de relâchement du muscle doit être comptée en secondes et même en minutes, au lieu d'être, comme les autres périodes de la secousse musculaire, comptée en millièmes de seconde.

Il suit de là que la forme vraie de la secousse est masquée par les poids qui tendent le muscle; dans le chapitre suivant je montrerai l'importance de ce fait.

VI

De l'excitabilité du muscle et des centres nerveux.

A. — *Vitalité du muscle de la pince séparée du corps.*

On peut détacher la pince de l'écrevisse, tout à fait à la base, entre le premier segment appendiculaire et le corps ; si alors on prend la pince ainsi détachée, après avoir appliqué sur la surface de section un peu de cire à modeler, pour empêcher l'évaporation, et qu'on examine le lendemain et les jours suivants l'excitabilité du muscle, on verra que le muscle continue à vivre, et cela pendant un temps relativement très long, c'est-à-dire pendant quatre fois vingt-quatre heures (96 heures) au maximum.

La durée de la vitalité est beaucoup moins longue, si la température est tant soit peu plus élevée, ou si l'on n'a pas suffisamment empêché l'évaporation de l'eau nécessaire à la vitalité du tissu musculaire. En tout cas, l'irritabilité persiste toujours longtemps, et, même en se plaçant dans de mauvaises conditions, on observe le plus souvent que le muscle séparé des centres nerveux et circulatoires est encore excitable au bout de plusieurs heures.

Ce fait est important pour plusieurs raisons : il montre d'abord combien le muscle des crustacés diffère des autres muscles étudiés jusqu'ici. Ainsi les muscles des mammifères, séparés du cœur et des centres nerveux, et privés de sang, perdent au bout d'une heure et demie à deux heures leur irritabilité musculaire. Pour les grenouilles, au bout de douze heures au plus, l'irritabilité musculaire n'existe plus, ainsi que je l'ai constaté dans des expériences faites il y a déjà deux ans, alors que j'étudiais l'influence de l'anémie sur la sensibilité. Au contraire, la pince de l'écrevisse reste vivante pendant près de cent heures, c'est-à-dire dix fois plus long-

temps que le muscle de grenouille, et cinquante fois plus longtemps que le muscle de mammifère.

Rappelons, comme rapprochement curieux, que le cœur de la grenouille fait exception parmi les différents muscles de ce batracien, et qu'il peut vivre plusieurs jours, étant séparé de la circulation générale, et nourri seulement par la petite quantité de sang qu'il contient au moment où il a été détaché du corps.

Cette expérience montre encore, ainsi que bien d'autres faits étudiés par les divers physiologistes, que la vitalité des tissus ne dépend pas d'une force supérieure inhérente aux centres nerveux, mais que les tissus sont vivants par leur organisation propre, et que, séparés des centres, ils conservent leur vitalité aussi longtemps que les conditions physico-chimiques n'ont pas changé (milieu intérieur de Cl. Bernard).

Ce qui contribue probablement à maintenir pendant si longtemps la vitalité du muscle de la pince, c'est que ce muscle est recouvert d'une carapace épaisse, qui empêche non seulement l'évaporation, mais encore l'action de l'oxygène, de l'acide carbonique de l'atmosphère, des poussières des ferments, etc., toutes causes qui ont, sans contredit, une influence funeste à la vitalité des tissus.

En été, le muscle de la pince conserve aussi pendant longtemps son irritabilité; cependant, par une température extérieure de 24° à 28°, le muscle, au bout de douze heures, avait cessé d'être excitable, tandis qu'en hiver, lorsque la température est aux environs de zéro, le muscle séparé des centres vit pendant près de cent heures.

Ainsi qu'on pouvait s'y attendre, en se reportant au chapitre III (p. 25), les premiers symptômes de la diminution de l'excitabilité dans un muscle séparé du corps, c'est que les excitations électriques isolées n'agissent plus sur le muscle, alors que des excitations successives rapprochées agissent avec beaucoup d'efficacité [1].

1. Ce fait de la vitalité prolongée du muscle de la pince fait qu'il y aurait grand avantage à l'employer pour les expériences de myographie qui durent longtemps.

B. — *De l'excitabilité du muscle séparé du corps.*

Pour apprécier avec une certaine exactitude l'excitabilité des muscles, je me servais d'une pile constante. Or, ce sont les éléments Thomson (modification de la pile de Daniell) qui donnent peut-être les courants les plus constants, et cela pendant plusieurs mois, pourvu qu'on ait soin d'y maintenir toujours un excès de sulfate de cuivre. Le courant passait à travers le signal électrique de Deprez, et, les fils étant toujours d'égale longueur, les expériences étaient rigoureusement comparables.

Dans ces conditions, j'ai constaté qu'avec une excitation par seconde le muscle de la pince réagissait au numéro 9 environ de la bobine de Du Bois-Reymond. Avec cent excitations par seconde le muscle réagit au numéro 12,5 environ de la bobine : c'est là un fait d'addition latente sur lequel j'ai insisté suffisamment pour n'avoir pas besoin d'y revenir.

Il est assez intéressant de faire remarquer que l'excitation minimum qui agit sur le muscle de la pince est déjà une excitation très forte (au numéro 15 de la bobine le courant est sensible à la langue; au numéro 22 il agit sur le nerf sciatique de la grenouille; au numéro 11 on le sent à la main et aux doigts), par conséquent, le muscle de la pince est bien moins excitable que le muscle de la grenouille. On n'a malheureusement presque pas de données positives sur les différentes excitabilités des muscles chez les divers animaux; aussi, à cet égard, toute donnée comparative nous fait-elle défaut. Présentement nous nous contentons de signaler ce fait, que le muscle de l'écrevisse est excitable à 9, tandis que le muscle de la grenouille est excitable à 22.

Au moment où on sectionne la pince de l'écrevisse, la section du nerf, équivalant à une excitation de ce nerf, produit

une secousse musculaire rapide et énergique; à cette secousse succède un état de relâchement très marqué (presque actif) et sur lequel j'aurai peut-être l'occasion de revenir. Actuellement il me suffira de faire remarquer que cette section brusque du nerf (peut-être aussi la lymphoragie qui accompagne l'excision du membre) semble diminuer très rapidement l'excitabilité. Si, par exemple, aussitôt après la section, le muscle répond au numéro 8,5 de la bobine, quelques minutes après il répondra au numéro 9 ou 9,5. Ce n'est pas là sans doute un des phénomènes de la mort musculaire signalés par Rosenthal, attendu que l'augmentation d'excitabilité des éléments anatomiques qui meurent se fait très lentement et non en quelques minutes. Il est plus vraisemblable que la section brusque du nerf, et la contraction que cette excitation a provoquée, ont épuisé pour un moment le muscle et l'ont rendu moins excitable.

Si l'on tend le muscle par un poids faible (4 grammes pour une pince d'écrevisse moyenne), on voit qu'en augmentant graduellement et lentement l'intensité du courant induit, ce qui se fait en rapprochant la bobine induite du courant inducteur, à mesure que l'intensité du courant induit va en augmentant, la hauteur de la secousse musculaire va aussi en augmentant.

Ce fait est en rapport avec ce qu'ont vu de nombreux observateurs, et ne présente pas, chez l'écrevisse, de différences avec ce qu'on a vu chez la grenouille.

Mais si on emploie des courants plus forts, en se servant pour courant de pile de deux grands éléments Grenet, à partir du numéro 6 de la bobine, la secousse musculaire ne croît plus en hauteur, mais sa forme change : le resserrement du muscle est toujours brusque, mais le relâchement n'est plus aussi rapide, ou plutôt dans ce relâchement il faut distinguer deux périodes : une première période de relâchement brusque, une seconde période de relâchement lent, le muscle ne revenant que très lentement à sa position première. Pour simpli-

fier nous appellerons *contracture* cette seconde période du relâchement musculaire.

Sur la figure 25 on voit comment se présente cette contracture, et quelle modification elle donne à la forme de la secousse musculaire. A la gauche de la figure, on voit la petite secousse A provoquée par la clôture du courant de pile, et la plus grande secousse B provoquée par la rupture de ce même courant. (Le courant induit de rupture agit toujours sur le

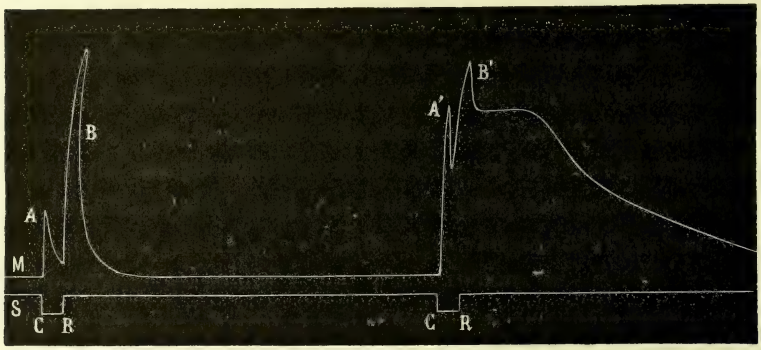

Fig. 25. — Contracture du muscle de la pince.

C. R. Clôture et rupture du courant de pile.
A. B. Secousses du muscle avec un courant faible.
A' B'. Secousses du muscle avec un courant fort. — Contracture.

muscle plus énergiquement que le courant de clôture.) Un peu plus loin, à la droite de cette figure, toutes conditions égales d'ailleurs, et la seule modification étant dans l'intensité plus grande du courant induit, la forme de la secousse a changé. La secousse A' de la clôture est plus haute que la secousse A, mais la secousse B' de la rupture n'est pas plus haute que la secousse B. Ce qu'il faut surtout noter, c'est que le muscle, excité en B' par un courant de rupture fort, donne une contraction dont la forme est tout à fait particulière. Dans le relâchement du muscle on voit qu'il y a deux périodes, une période de relâchement brusque, et une autre période de relâchement lent avec un plateau. L'existence sur

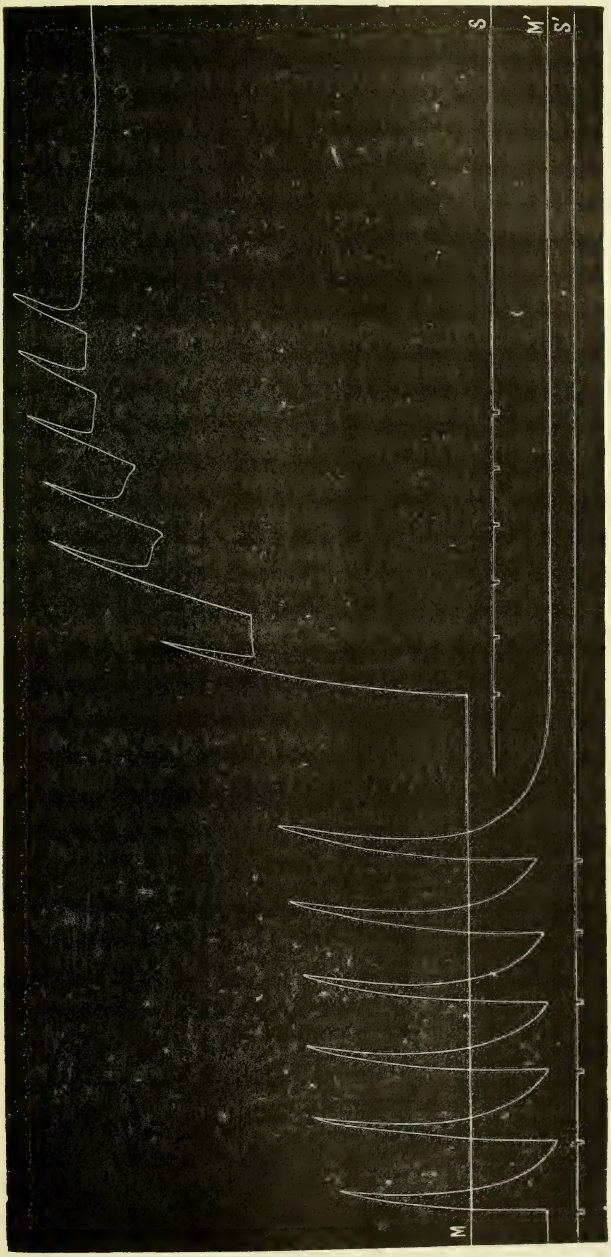

Fig. 26. — Contracture du muscle de la pince.

M. Secousses musculaires provoquées par un courant fort.
M'. Secousses musculaires provoquées par un courant faible.

le tracé myographique de ce plateau indique un état du muscle que nous avons appelé contracture.

Sur la figure 24 on peut voir encore le même phénomène : à sa gauche sont six excitations équidistantes faibles (S′); à droite ces six excitations (S) équidistantes sont fortes, et, à ces deux ordres d'excitations d'intensités différentes, répondent deux formes différentes de la contraction; avec l'excitation faible les secousses musculaires sont sans contracture, et le muscle revient à sa position première, tandis qu'avec l'excitation forte, après chaque secousse, il y a une contracture, de telle sorte que la seconde excitation porte sur le muscle encore contracturé, et ainsi de suite pour la troisième et les suivantes, de sorte qu'un tétanos, une *contracture* finit par s'établir avec des excitations fortes (ce tétanos est marqué par le plateau de la droite de la figure, ligne M), tandis que, sur le même muscle, avec des excitations faibles et également espacées, ce tétanos n'a pas lieu.

Il suit de là que la formation d'un tétanos physiologique pour tel ou tel muscle ne peut pas être déterminée avec une précision absolue. Si l'on emploie des excitations très fortes, le tétanos surviendra alors qu'elles seront très espacées. Si au contraire ces mêmes excitations avaient été faibles, les secousses auraient été parfaitement distinctes, et seraient restées isolées, comme on le voit à la gauche de la figure (M′ S′).

En continuant à exciter le muscle avec des courants d'induction isolés, et de plus en plus forts, on voit que la période de contraction devient de plus en plus longue. En outre elle tend à se produire de plus en plus tôt; elle avait commencé tout d'abord à la fin de la période de relâchement du muscle; l'intensité de l'excitation augmentant, elle commence au milieu de la période de relâchement, et enfin, l'intensité de l'excitation augmentant encore, elle débute presque au même instant que le relâchement du muscle, de sorte que la période de relâchement brusque, qui était d'abord très longue, diminue de plus en plus et finit par devenir tout à fait nulle.

Ainsi, avec des excitations très fortes, pourvu que le muscle ne soit pas épuisé par des contractions antérieures, on voit qu'une seule excitation électrique provoque une secousse extrêmement prolongée, par suite de la fusion qui s'établit entre la secousse musculaire proprement dite et la contracture consécutive. Cette secousse prolongée peut dans certains cas favorables durer près d'une minute, et, pour que le muscle soit complètement revenu à son état primitif de repos, il faut souvent attendre trois à quatre minutes, et même davantage.

Cette lenteur extrême du muscle à revenir à l'état primitif de relâchement fait que, si on l'excite régulièrement, toutes les minutes environ, par un courant d'induction fort, à la fin de chaque minute le muscle sera de plus en plus resserré : finalement le tétanos sera total, les excitations électriques

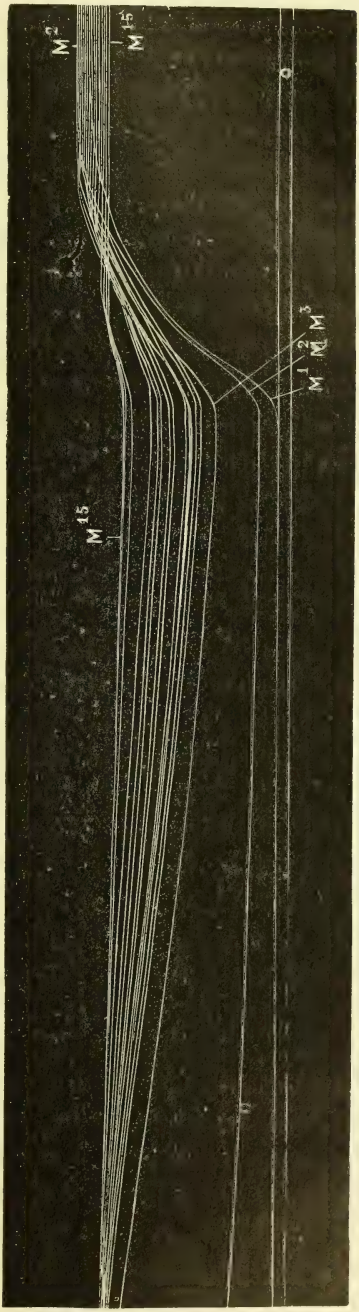

Fig. 27. — Tétanos avec contracture du muscle de la pince. — On peut voir dans cette figure, comme dans la figure 20, que le temps perdu va en augmentant à mesure que le muscle se fatigue.

resteront sans effet, et la rigidité cadavérique complète surprendra le muscle en état de contraction.

Sur la figure 27 on voit à peu près ce phénomène ; à chaque tour du cylindre survenait au même moment l'excitation électrique, comme cela a déjà été marqué à la figure 20 (p. 41). La première excitation M^1 vient surprendre le muscle en état de relâchement. Au second tour du cylindre, le muscle n'est pas complètement revenu à son état primitif, et la seconde excitation M^2 vient le surprendre, lorsqu'il est encore légèrement contracturé ; au fur et à mesure que les excitations se succèdent, la contracture du muscle est de plus en plus prononcée, si bien que, finalement, le muscle est à peine excitable et que le tétanos complet est presque produit. Par suite du poids assez lourd que le muscle avait à soulever, les secousses sont de moins en moins élevées, et c'est la seconde contraction M^2 qui atteint le maximum de hauteur, tandis que la dernière M^{15} est la moins élevée.

On ne peut pas admettre que la prolongation de la secousse musculaire qu'on observe sur les différents tracés, et en particulier sur la figure 25, dépend de l'arrêt du muscle qui butte contre un obstacle, car on voit graduellement cette période de contracture s'accroître aux dépens de la période de relâchement brusque, à mesure qu'on accroît l'intensité des courants excitateurs. Il est même assez remarquable que la période de contracture survient quelquefois avant que le muscle ait achevé de se contracter, de sorte que la hauteur de la secousse est légèrement diminuée, alors que sa durée est bien plus considérable Pour ne pas multiplier les figures, je n'ai donné que quelques tracés. Je ferai remarquer seulement que, sur la figure 25, la hauteur de la secousse avec contracture A′ B′ est légèrement inférieure à celle de la secousse sans contracture A B.

Ces faits exposés par moi dans une note présentée à l'Académie des sciences par M. Vulpian[1] sont-ils applicables aux

1. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 16 juin 1879, p. 1272.

muscles des autres animaux, ou spéciaux aux muscles de crustacés? Lorsque j'ai communiqué mon travail, je n'avais malheureusement pas connaissance d'un mémoire de M. Tiegel : *Ueber Muskelcontractur im Gegensatz zu Contraction* (*Archives de Pflüger*, t. XIII, p. 71 à 83) où un certain nombre de faits analogues à ceux que je viens de décrire pour le muscle de la pince de l'écrevisse avaient été démontrés pour le muscle de la grenouille.

D'après M. Tiegel, sur les grenouilles on ne voit pas ce fait remarquable du relâchement musculaire en deux périodes. Le muscle excité par des courants induits forts ne se relâche qu'avec une grande lenteur, de sorte qu'on n'y trouve pas les principaux caractères que j'ai signalés dans le muscle de l'écrevisse, à savoir, l'*apparition de cette contracture pendant le relâchement brusque*, et, comme cela se constate dans quelques cas, la *diminution de la hauteur de la secousse* produite par l'apparition de cette contracture. En outre, il dit que cette contracture apparaît surtout dans les muscles fatigués. En réalité c'est le contraire, et c'est sur des muscles frais qu'elle apparaît avec une très grande intensité, au moins chez l'écrevisse[2]. J'ai pu en effet constater que si l'on excite un muscle frais avec des courants induits forts

1. Depuis que ce mémoire a été écrit, plusieurs travaux importants ont confirmé et complété les faits nouveaux établis dans ce mémoire.

Je mentionnerai principalement les mémoires suivants : Kronecker et Hall (*Archiv für Physiologie. Supplément*, 1879, p. 45) ; « Willkürliche Muskelaction » ; M. Cash (*Archiv für Physiologie. Supplément*, 1880, p. 147) ; « Zuckungsverlauf als Merkmal der Muskelart » ; M. J. Rosenthal (*Archiv für Physiologie. Supplément*, 1883, p. 240-279) ; « Uber ein neues Myographion » ; M. G. Zuccaro ; « Nuovi Studi sulla stimolazione meccanica dei nervi et dei muscoli », br. 8, Bologna, Agosto, 1885 ; M. A. Mosso, « Les lois de la fatigue étudiées dans les muscles de l'homme » (*Arch. ital. de biologie*, 1890, t. XIII, p. 123) ; Tigerstedt, « Latenzd auer der Muskelzuckung » (*Archiv für Physiologie. Supplément*, 1885, p. 111-265) ; Pawlow, « Wie die Muschel ihre Schaale öffnet » (*Archives de* Pflüger, 1885, t. XXXVII, p. 6-32 ; Aducco, « Tétanos des muscles striés » (*Archiv. ital. de biologie*, t. VII, 1886, pp. 292-305) ; Buckmaster, « Uber eine neue Beziehung zwischen Zuckung und Tetanus » (*Archiv für Physiologie*, 1886, pp. 459-475) ; Maggiora, « Les lois de la fatigue dans les muscles de l'homme » (*Archiv. ital. de biologie*, 1890, t. XIII, p. 187) ; Wedenski, « Rythme musculaire dans la contraction normale (*Archives de Physiologie*, janv. 1891, p. 58).

(n° 4 de la bobine avec deux éléments Grenet), la contracture apparaît très nette ; mais que, lorsque le muscle est fatigué, avec les mêmes courants il n'est plus possible de provoquer cette même contracture. Sur des muscles très frais, il suffit souvent de courants relativement peu intenses (2 éléments Thomson, n° 6 de la bobine) pour provoquer une légère contracture du muscle, contracture qui survient pendant la période de relâchement brusque. A mesure que le muscle se fatigue, cette contracture disparaît et diminue. A la vérité, dans ces conditions et avec des excitations aussi faibles, le phénomène n'est pas constant, et j'ignore encore pourquoi il ne se présente pas à chaque expérience. Il m'a semblé qu'il dépendait principalement de la vivacité de l'animal, et qu'il était d'autant plus marqué que l'écrevisse était restée moins longtemps en captivité.

Il n'y a donc pas lieu de comparer absolument cette contracture à la fatigue. En effet, le muscle fatigué est moins excitable, tandis que le muscle contracturé est plus excitable (contrairement à ce qu'a vu M. Tiegel). Toutefois, sans assimiler complètement la fatigue et la contracture du muscle, on peut remarquer l'analogie de ces deux états. De même, comme l'indiquent très nettement les tracés, et en particulier le tracé reproduit plus haut, il y a une très grande analogie entre le muscle contracturé et le muscle empoisonné par la vératrine. Or on sait que la vératrine augmente considérablement la force du muscle[1].

Il en est de même de la contracture, qui, prolongeant l'effort du muscle, augmente considérablement le travail produit. Il est vrai que cette augmentation de travail est compensée, dans une certaine mesure, par la fatigue qui succède à la contracture, le muscle contracturé ne répondant plus ensuite avec la même force qu'auparavant aux excitations électriques.

1. Rossbach, *Muskelversuche an Warmblütern* (*Archives de Pflüger*, t. XIII, p. 625).

M. Tiegel a pensé que l'excitation nerveuse ne pouvait pas provoquer cette contracture et qu'elle ne survenait qu'à la suite d'excitations musculaires directes. Cette opinion me semble assez exacte, quoique dans certains cas, lorsque l'excitation nerveuse était très forte, j'aie pu noter un commencement de contracture. Il ne faut pas vraisemblablement voir dans cette différence autre chose qu'une différence dans l'intensité de l'excitation. L'excitation musculaire directe par l'électricité est très forte : l'excitation du muscle par le nerf est au contraire beaucoup plus faible.

Avant M. Tiegel, quelques auteurs avaient observé des phénomènes analogues, en particulier M. Hermann[1], qui appelle ce phénomène contraction idio-musculaire, dénomination qui ne me paraît pas aussi explicite que le mot de contracture employé par M. Tiegel en 1876, et que j'ai employé aussi avant de connaître le travail de ce savant. Le mot de contracture n'est pas parfait; mais c'est le meilleur que nous ayons trouvé M. Tiegel et moi, indépendamment l'un de l'autre.

M. Ranvier, en même temps que M. Tiegel, décrivait aussi la contracture sous le nom de *tonicité*. (Mars 1876. *Leçons sur le syst. muscul.*, p. 196.)

Quant à la cause de cette contracture, il est assez difficile de la déterminer avec précision; cependant il me paraît probable (c'est aussi, dans une certaine mesure, l'opinion de M. Hermann) qu'il s'agit là d'un phénomène d'altération chimique des éléments du tissu musculaire. Cette altération est-elle due au passage à travers le muscle d'un courant électrique très fort, calorifique dans une certaine mesure, ou bien à la perturbation des molécules du muscle par une contraction extrêmement énergique? Ce sont là des points qui sont encore à éclaircir.

Si, au lieu d'exciter le muscle de la pince détaché, on l'excite alors qu'il est encore en rapport avec les ganglions,

1. *De tono ac motu musculorum nonnulla*, Berlin, 1859. Cité par lui-même : *Notizen zur Muskelphysiologie* (*Archives de Pflüger*, t. XIII, p. 369).

les phénomènes ne sont plus les mêmes, et, au lieu d'avoir une contraction forte avec une contracture, il n'y a plus qu'une contraction forte sans contracture. Il semble que le muscle soit détendu pour ainsi dire par l'influence des ganglions nerveux.

C. *Influence des excitations sur l'excitabilité musculaire.*

Étudions maintenant un autre ordre de phénomènes, à savoir l'influence des excitations successives sur l'excitabilité musculaire. Disons tout d'abord, afin d'apprécier avec certitude les résultats de l'expérience, qu'il faut expérimenter avec des interrupteurs réguliers, disposés de telle sorte que les courants de rupture ou de clôture se fassent de la même manière. Cette régularité est difficile à obtenir. Pour atteindre autant que possible ce résultat, je faisais les interruptions par l'intermédiaire d'un métronome; le balancier était relié à un des fils du courant inducteur, et une pointe adaptée à ce balancier plongeait dans du mercure recouvert d'alcool, le mercure étant en rapport avec l'autre fil du circuit. Dans d'autres cas aussi, je faisais usage de l'interrupteur de Trouvé qui donne des interruptions très régulières, pouvant varier de 1 à 100 par seconde.

Enfin je comparais ces interruptions aux interruptions données par le trembleur à ressort annexé à la bobine de Du Bois-Reymond, et aussi aux interruptions qu'on peut faire en fermant et en ouvrant le courant avec la main, par l'intermédiaire de la clef de Du Bois-Reymond. Ces quatre modes d'interruption se contrôlaient l'un par l'autre, et j'ai toujours considéré comme nécessaire qu'ils me donnent les mêmes résultats.

On a un bon moyen de contrôle de l'exactitude des interruptions, en prenant le courant minimum qui excite le sciatique de la grenouille, et en inscrivant les secousses musculaires de son muscle jumeau. Toutes les fois que les secousses

sont sensiblement égales entre elles, on peut alors considérer les interrupteurs comme suffisamment précis.

Mais avec le muscle de la pince les résultats sont assez différents.

Si en effet on excite ce muscle par des courants induits d'intensité constante et se succédant régulièrement avec une fréquence moyenne (soit par exemple 6 à 10 fois par seconde), on voit que les différentes secousses musculaires ne sont pas égales entre elles, et que, loin de se fatiguer, le muscle devient plus excitable. On peut voir déjà un exemple de ce phénomène sur la figure 26 en M′ (p. 55). Les six excitations de la gauche de la figure sont égales entre elles, mais les six

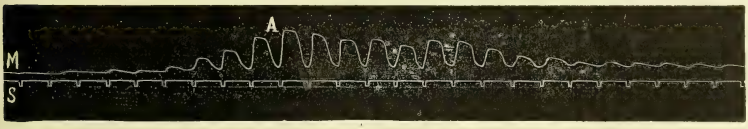

Fig. 28. — Périodes, d'excitabilité et de fatigue du muscle de la pince.
A. Dixième secousse musculaire répondant au maximum d'excitabilité du muscle.

secousses ne sont pas de hauteur égale; la seconde est plus haute que la première, la troisième que la seconde, et ainsi de suite.

Dans la figure 19 où les courbes musculaires ont été inscrites avec la vitesse maximum du cylindre, on voit déjà que la deuxième secousse est plus haute que la première, etc. On trouvera un peu plus loin d'autres figures (fig. 29, 32, etc.) où le même phénomène est aussi indiqué, les premières secousses étant moins élevées que les suivantes. Voici d'ailleurs (fig. 28) un tracé indiquant très nettement ce fait.

Les excitations du début sont insuffisantes pour amener une contraction; mais, quoique celles qui suivent soient absolument identiques, elles provoquent une secousse de plus en plus haute par suite de l'excitabilité plus grande du muscle. La dixième secousse est la plus élevée, et, à partir de ce point, l'excitabilité du muscle va en diminuant; la période

de fatigue succède à la période d'accroissement d'excitabilité.

Quelques chiffres indiqueront à quel point le muscle, sous l'influence d'excitations successives, égales entre elles, peut avoir une excitabilité croissante.

Pour mesurer la hauteur de la secousse d'un muscle, il suffit de prendre avec un compas sur les tracés obtenus la hauteur de chaque secousse musculaire depuis son point de départ jusqu'à son sommet. Soit la hauteur de la première secousse égale à 1, nous avons :

	EXPÉRIENCES					
	I	II	III	IV	V	VI
Pour la deuxième secousse. . . .	1,2	1,5	18	11	3	1,2
Pour la troisième secousse. . . .	1,3	1,8	24	»	9	1,3
Pour la quatrième secousse. . . .	»	»	»	»	11	1,4
Pour la cinquième secousse. . . .	»	»	»	»	13	»

Sur la figure 29 on voit que les deux premières excitations n'ont eu aucune influence apparente sur le muscle. La troisième excitation commence seulement à être indiquée sur la courbe myographique par une légère oscillation; la quatrième est un peu plus marquée; enfin la cinquième, la sixième, la septième sont de plus en plus élevées. Il en est de même dans un très grand nombre de cas : les premières excitations ne produisant pas d'effet appréciable, alors que les excitations consécutives font contracter le muscle.

Ainsi l'accroissement d'excitabilité du muscle se confond absolument avec les effets de l'addition latente; en fait, cette addition latente ne peut s'expliquer d'une manière plausible que par un accroissement d'excitabilité. Le muscle excité par un courant faible, que ce courant provoque ou non une secousse, devient plus excitable. Si la première secousse est faible, les secousses consécutives sont plus fortes. Si la première secousse était nulle, le mouvement qui ne s'était pas produit tout d'abord sous l'influence des premières excitations, se produit ensuite, grâce à l'accroissement d'excitabilité

que lui ont donné les premières excitations, restées en apparence impuissantes.

Il reste donc démontré que l'excitation modérée d'un muscle augmente toujours l'excitabilité de ce muscle, que cette excitation produise ou non un mouvement.

S'il n'y a pas de mouvement produit par les excitations antérieures, on peut dire qu'il s'agit là d'un phénomène d'addition latente (fig. 29). Si, au contraire, il y a eu dès le début de l'excitation apparition d'une série de secousses, ces secousses sont de plus en plus élevées, traduisant par leur forme l'accroissement d'excitabilité du muscle (fig. 28).

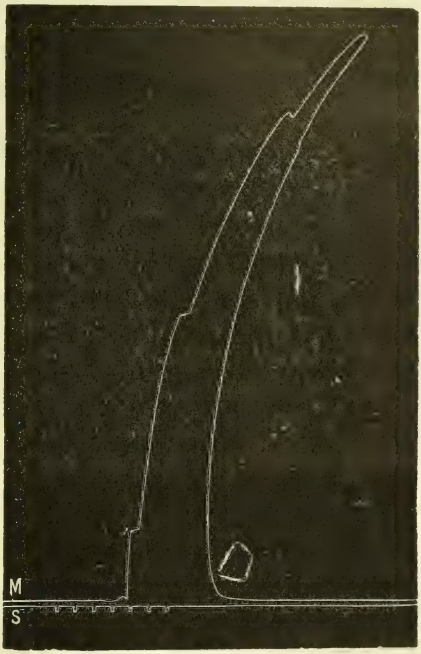

Fig. 29. — Accroissement d'excitabilité du muscle.

En réalité, il n'est pas nécessaire, pour que cette augmentation d'excitabilité ait lieu, que la seconde secousse vienne enjamber pour ainsi dire sur la première, surprenant le muscle alors qu'il n'est pas encore relâché.

En effet, deux cas peuvent se présenter (et on les trouvera figurés dans les tracés n°s 9 et 10) : ou bien les excitations qui se succèdent sont assez rapides pour que le muscle n'ait pas le temps de revenir à l'état primitif (fig. 29), ou bien les excitations sont assez espacées pour que le muscle, après chaque secousse, revienne entièrement à son point de départ

(fig. 20, 26, 28). Mais, dans les deux cas, le phénomène est identique. C'est toujours un accroissement d'excitabilité. Il

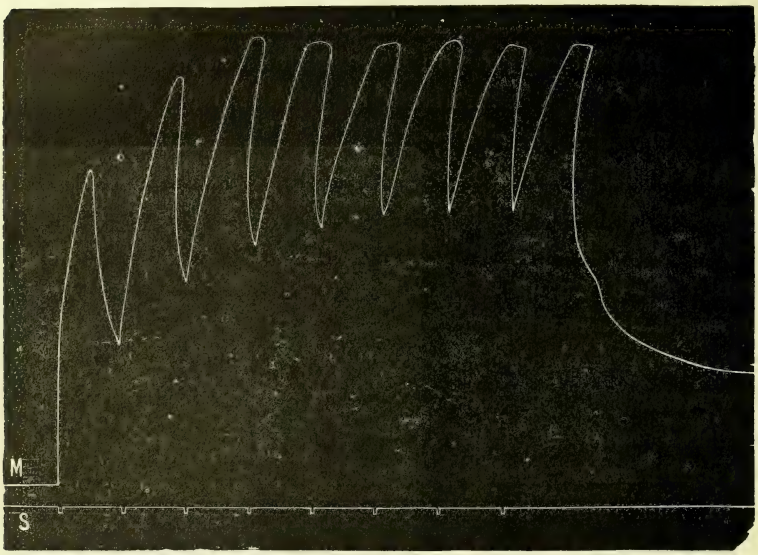

Fig. 30. — Secousses du muscle de la pince tendu par un poids de 2 grammes.

est vrai que cette excitabilité croissante est plus manifeste encore lorsque le muscle n'a pas le temps de se relâcher que

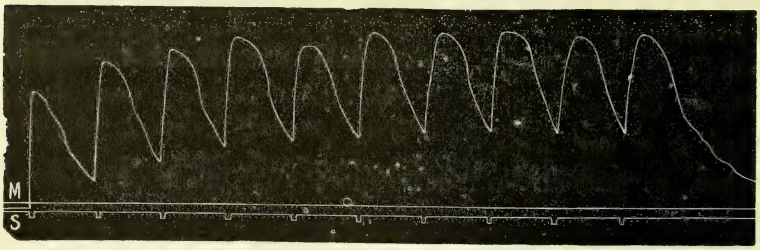

Fig. 31. — Secousses du même muscle soumis à des excitations identiques à celles de la figure 11 et tendu par un poids de 20 grammes.

lorsque, après chaque secousse, il peut revenir à l'état de repos apparent.

D'ailleurs, pour rendre plus claire l'analogie qui existe

entre ces deux phénomènes, il est nécessaire de revenir sur quelques points indiqués plus haut à propos de la contracture.

Nous avons montré (fig. 26 et 27) qu'un muscle soumis à des excitations fortes restait contracté. De fait, cette contracture peut apparaître sans qu'on emploie des courants aussi intenses. Il suffit de tendre le muscle par un poids très faible. Dans ces conditions, le muscle, même excité par des courants faibles, ne revient pas brusquement à son état primitif, mais il se relâche avec lenteur, et sa courbe myographique est analogue à la courbe qu'on obtient avec le muscle excité très fortement. On peut y distinguer au relâchement deux périodes : une période de relâchement brusque et une autre de relâchement lent ou de contracture. Pour que ce phénomène se produise nettement, il faut, contrairement à ce que M. Tiegel avait pensé, que le muscle ne soit pas fatigué. En effet, au fur et à mesure que la fatigue atteint le muscle, la secousse devient de moins en moins marquée et le muscle se relâche, avec lenteur, il est vrai; mais sans qu'on puisse distinguer dans ce relâchement les deux périodes de relâchement brusque et de relâchement lent avec un plateau de contracture[1].

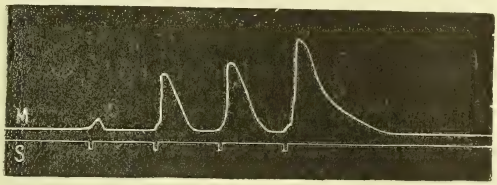

Fig. 32. — Secousses du même muscle soumis à des excitations identiques à celles de la figure 11 et tendu par un poids de 100 grammes.

Or, presque toutes les fois qu'on prend des tracés myographiques, le ressort d'acier qui tend le muscle est trop fort, et la forme véritable de la contraction musculaire est masquée par la tension trop grande du ressort antagoniste.

Quelques tracés montreront bien que la forme véritable de

1. Un fait analogue a été, d'une manière assez vague, signalé en 1859 par M. Hermann (*loco citato*, p. 371).

la secousse musculaire est masquée par les poids trop lourds qui tendent le muscle.

On voit sur les trois tracés ci-joints (fig. 30, 31, 32) quelle est l'influence du poids qui tend le muscle sur la forme de la secousse. La hauteur maximum des contractions du muscle tendu par 2 grammes est de 6 centimètres au-dessus de la ligne de relâchement du muscle, tandis que la hauteur de la secousse du muscle tendu par un poids de 20 grammes est en moyenne de 2 centimètres. Sur la figure 32, le muscle étant tendu par un poids de 100 grammes, on voit qu'après chaque secousse le muscle est complètement revenu à son point de départ.

Or, pour comprendre le sens de ce phénomène, il faut admettre qu'après chacune des secousses du muscle tendu par 100 grammes, il n'y a pas un relâchement véritable, mais un état particulier qui n'est ni la secousse, puisque le muscle paraît relâché, ni le relâchement, puisque, sans le poids qui tend le muscle, il y aurait une prolongation de la contraction.

Cet état particulier du muscle qui n'est ni le relâchement ni la contraction, nous paraît pouvoir être appelée *contraction latente*. Or la connaissance de cet état de contraction latente rend plus facile à comprendre le phénomène de l'addition latente que nous avions indiqué, il y a deux ans, sans pouvoir en donner la véritable explication.

En effet, un muscle tendu par un poids fort ne se contracte pas, alors que, tendu par un poids faible, il se contracte. A-t-on le droit de dire que, lorsqu'en apparence le muscle reste immobile, il ne subit pas de modifications moléculaires identiques à celles du muscle qui se contracte? Pour être latent et inappréciable à nos moyens d'observation, l'état physiologique de contraction n'en existe pas moins, et, si l'on n'en tient pas compte, bien des phénomènes de la contraction musculaire resteront inexplicables.

Ajoutons que le phénomène de l'addition latente peut être

observé alors même que le muscle est tendu par un poids très léger; mais il ne faut pas oublier que le muscle est son poids à lui-même, et qu'à chaque mouvement, non seulement il soulève le poids qui le tend (et ce poids peut être nul), mais encore son poids propre.

En reprenant maintenant le fait indiqué plus haut, à savoir l'augmentation d'excitabilité du muscle soumis à des

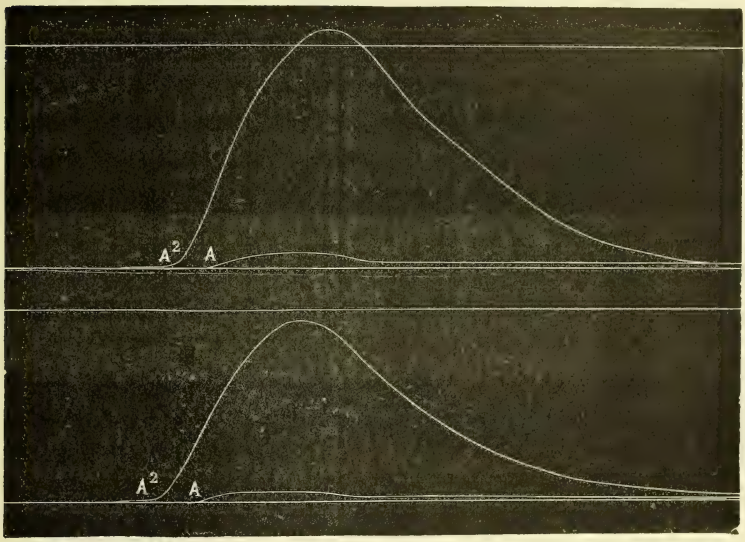

Fig. 33. — Addition de deux excitations égales. — A, une seule excitation; A², deux excitations égales à A et très rapprochées.

courants induits d'intensité égale, et régulièrement espacés, nous pouvons bien comprendre comment il est assez indifférent que le muscle revienne ou ne revienne pas à sa ligne primitive, car, dans l'un et l'autre cas, la contraction n'est pas terminée, et quand le muscle, tendu par un poids moyen, est déjà revenu à son état de relâchement, il est encore en état de contraction (latente), aussi bien que le muscle qui n'est pas revenu à son état normal.

Sur le muscle de la pince, les phénomènes d'addition sont extrêmement manifestes. Dans quelques expériences faites

avec M. Boudet, afin de chercher s'il y avait une période réfractaire au muscle de l'écrevisse comme au cœur de la grenouille, nous n'avons pas pu trouver cette période réfractaire, même après avoir au préalable refroidi le muscle, mais nous avons très bien vu l'addition de deux excitations très rapprochées, et la figure 33 en donne un exemple. La première secousse A est provoquée par une excitation électrique; mais si l'on prend deux excitations égales à l'excitation A et très rapprochées, on aura une secousse unique A^2, qui sera près de vingt fois plus élevée que la secousse A d'une seule excitation.

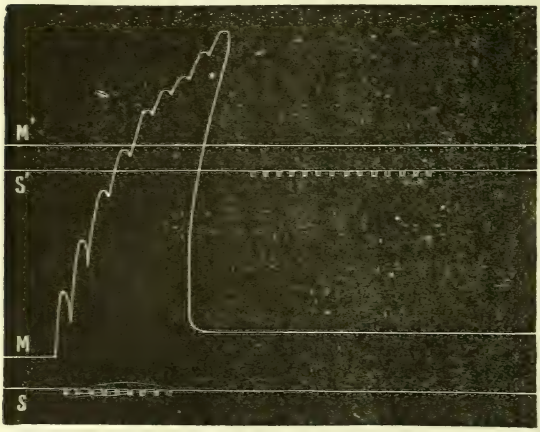

Fig. 34. — Secousses musculaires et contraction latente. — En haut, le muscle tendu par un poids de 50 grammes reste immobile (M' S'). En bas, le muscle tendu par un poids de 4 grammes, sous l'influence d'une excitation égale, donne des secousses manifestes (M S).

On est convenu d'appeler addition ce phénomène; mais c'est plutôt une multiplication qu'une addition, car la secousse qui résulte de la fusion de deux petites secousses est plus considérable que la somme de ces deux secousses, au moins quand l'excitation est faible. En tout cas, l'explication est la même que celle des phénomènes précédents. Après une première secousse, le muscle est plus excitable, et la deuxième secousse est dix, quinze, vingt fois plus élevée que la première.

On peut démontrer d'une autre manière l'existence de la contraction latente. Il suffit d'exciter le muscle avec des courants induits rythmés à 1 par seconde, et assez faibles pour

ne pas provoquer de secousse musculaire apparente, assez forte cependant pour qu'en augmentant très légèrement l'intensité du courant, une contraction se manifeste immédiatement. Alors le muscle, assez rapidement, devient de moins en moins excitable, et on peut graduellement augmenter l'intensité du courant induit sans provoquer la secousse du muscle. C'est ainsi que le muscle s'épuise sans pourtant donner de contraction apparente. Si cet état particulier de contraction latente ne s'était pas produit, il est clair qu'il n'y aurait aucune diminution de l'excitabilité musculaire. Ce qui le prouve encore, c'est qu'il suffit d'interrompre pendant peu de temps ces excitations qui n'avaient aucun effet apparent, pour que le muscle, s'étant reposé quelque temps, donne, soumis à ces mêmes excitations, des contractions très manifestes.

Cette expérience a un certain intérêt ; car jusqu'ici la plupart des auteurs[1] ont admis que les excitations qui sont sans effet sur le muscle ne peuvent le fatiguer. Or, il n'en est rien, au moins sur le muscle de l'écrevisse.

En tout cas, si l'on veut répéter cette importante expérience, il faudra employer des courants induits rythmés à un très grand intervalle, au plus une excitation par seconde, car, avec des excitations plus fréquentes, il est impossible de faire en sorte que ces courants, alors qu'ils sont sans effet, épuisent le muscle. J'ai longtemps essayé sans résultat, et je n'ai réussi à épuiser le muscle par des courants en apparence inefficaces que lorsqu'ils étaient très espacés.

Au point de vue qui nous occupe ici, il est très important de constater que *le muscle peut être fatigué, épuisé, sans qu'il y ait production de travail extérieur*. Rien ne peut mieux démontrer l'existence de cet état particulier du muscle que nous avons appelé la contraction latente.

1. Cités par Hermann (*Handbuch der Physiologie*, 1879, p. 120).

D. — *De la perte d'excitabilité et de la fatigue du muscle.*

Ainsi, après les premières excitations, il y a une augmentation d'excitabilité du muscle, et, si l'on se reporte aux différents tracés reproduits dans ce mémoire et destinés à montrer d'autres phénomènes, on retrouvera souvent cette même augmentation d'excitabilité.

Mais, après quelques secousses, on voit apparaître un phénomène tout opposé, à savoir : la fatigue musculaire, ou plutôt la diminution d'excitabilité du muscle. Sur la figure 28 (p. 64) on peut déjà voir ce phénomène ; la dixième secousse est la plus élevée, mais, à partir d'elle, les secousses vont en diminuant au point qu'elles n'apparaissent presque plus, et assez rapidement le muscle a perdu toute son excitabilité. Cette figure est importante à ce point de vue, car elle indique bien ces deux phénomènes contraires, propres au muscle qui subit des excitations électriques égales entre elles. D'abord son excitabilité s'accroît, puis elle diminue, et enfin le muscle fatigué ne répond plus à l'excitation. Si l'on traduisait par une courbe la marche de l'excitabilité musculaire, cette courbe aurait la forme de la contraction musculaire elle-même, montant rapidement pour atteindre un maximum, puis, à partir de ce maximum, s'abaissant de plus en plus.

Si l'on excite le muscle de la pince par des courants induits, de force moyenne, régulièrement espacés d'environ une seconde, et égaux entre eux, on voit l'excitabilité diminuer très rapidement, ou du moins, dans cette excitabilité, on peut, jusqu'à un certain point, reconnaître deux périodes, de même que nous avons observé deux périodes dans le relâchement qui suit la constriction du muscle. Nous avons en effet distingué une première période de relâchement brusque, et une seconde période de relâchement lent avec contracture. Rapidement le muscle s'épuise, et sa secousse devient de moins en moins élevée ; mais, à partir de ce moment, l'excitabilité ne

disparaît plus qu'avec une extrême lenteur, et on peut pendant près d'une demi-heure exciter le muscle avec des courants isolés, se répétant à chaque seconde, sans que cette excitabilité disparaisse.

Il y a, d'ailleurs, de très notables différences dans l'excitabilité musculaire des *écrevisses d'hiver* et dans celle des *écrevisses d'été*. Il m'a semblé qu'en été on trouvait le muscle excitable plus longtemps. Quoique le fait soit paradoxal, il s'explique assez bien, si l'on suppose que l'excitabilité est beaucoup plus grande en été qu'en hiver. Il est alors naturel que beaucoup plus d'excitations soient nécessaires pour faire perdre au muscle sa contractilité en été qu'en hiver.

Avant d'étudier dans son ensemble la marche de l'excita-

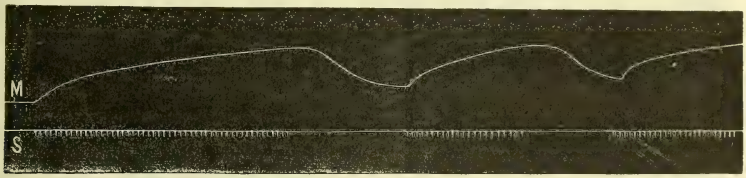

Fig. 35. — Effets de la fatigue sur le muscle.

bilité du muscle excité, il importe de décrire les effets de la fatigue. Sur le muscle de l'écrevisse, les effets sont absolument identiques à ceux qui ont été étudiés par beaucoup d'auteurs sur le muscle de la grenouille. Aucun muscle peut-être ne présente d'une manière aussi marquée une différence entre les courants isolés et les courants fréquemment répétés.

En effet, lorsque le muscle de la pince n'est plus excitable par des courants isolés, il reste longtemps encore excitable aux courants fréquemment répétés. L'ascension de la courbe musculaire est alors extrêmement lente, et la descente est aussi d'une très grande lenteur (fig. 35).

Un muscle séparé du corps depuis quelque temps, alors cependant qu'il conserve encore son excitabilité, donne des secousses musculaires qui sont absolument identiques à celles que donne un muscle fatigué par des excitations antérieures.

Ainsi, en comparant les secousses musculaires indiquées sur la figure 36 à celles qui sont indiquées sur la figure 37, on voit que la fusion qui s'établit sur le muscle séparé du corps n'a aucunement lieu sur le muscle frais, quoique le rythme des excitations soit dans les deux cas le même. Nous avons déjà indiqué plus haut ce fait qu'il n'y a pas de chiffre absolu qui puisse déterminer la fréquence des excitations néces-

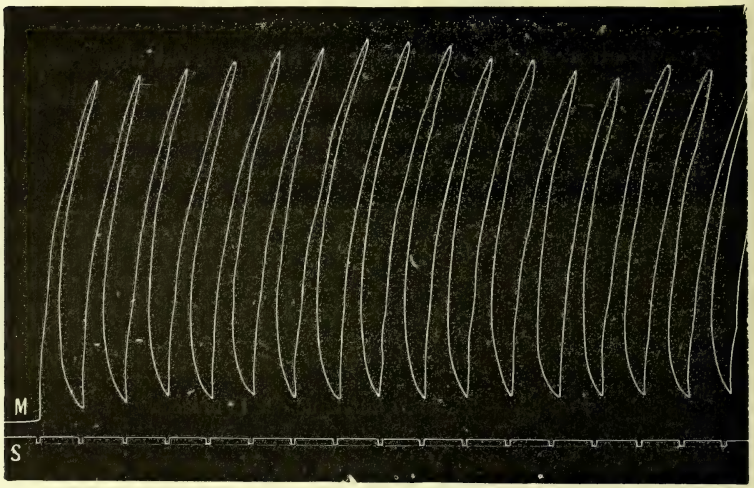

Fig. 36. — Secousses du muscle frais. — La hauteur des différentes secousses permet de tracer la courbe de l'excitabilité.

saires pour provoquer la fusion des secousses. Avec un muscle fatigué (ou séparé du corps depuis longtemps), il faut très peu d'excitations par seconde pour provoquer le tétanos, tandis qu'avec un muscle frais, il faut un bien plus grand nombre d'excitations.

Que le muscle soit refroidi, fatigué par des excitations antérieures, séparé du corps depuis longtemps, la forme de la secousse musculaire se modifie dans le même sens. Dans ces différents cas, c'est toujours une plus grande lenteur dans la constriction du muscle et une plus grande lenteur dans son relâchement.

L'étude des phénomènes de la fatigue était nécessaire pour faire bien comprendre la marche de l'excitabilité du muscle. En effet, l'excitabilité ne suit pas exactement la courbe schématique que nous indiquions tout à l'heure. Cela se voit bien si, avec un appareil qui donne des interruptions très régulières, on excite le muscle pendant longtemps au moyen d'excitations rythmées à une par seconde. Dans ce cas, on

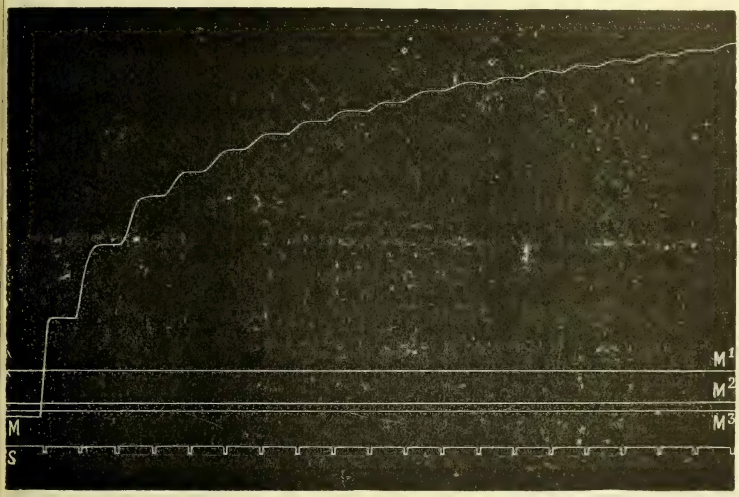

Fig. 37. — Secousses du muscle séparé du corps depuis 24 heures. — Les excitations sont égales aux excitations de la figure 36. Le muscle revient lentement à son point de départ, et l'on voit en M^1, M^2, M^3, son retour lent et graduel à la ligne primitive M.

voit toujours les premières secousses croître rapidement en hauteur : puis survient une série de secousses beaucoup plus petites, comme si le muscle avait été épuisé par les grandes secousses qu'il a données au début. Un peu plus tard, les secousses deviennent plus élevées, moins élevées cependant que les secousses premières ; une nouvelle série de secousses petites recommence, suivie de nouveau d'une série de secousses un peu plus fortes. Il en résulte que le schéma de l'excitabilité musculaire (schéma qui peut être indiqué en unissant les sommets des diverses secousses isolées) est une courbe

dont la descente est non seulement graduelle, mais encore rythmique, avec des ascensions et des descentes successives.

Parmi ces ascensions, la plus remarquable est évidemment la première. Les physiologistes allemands qui ont étudié ce phénomène ont donné à l'ascension brusque du début, ascension suivie de relâchement, le nom de *contraction initiale;* mais ils n'ont pas admis, comme il convient, que cette con-

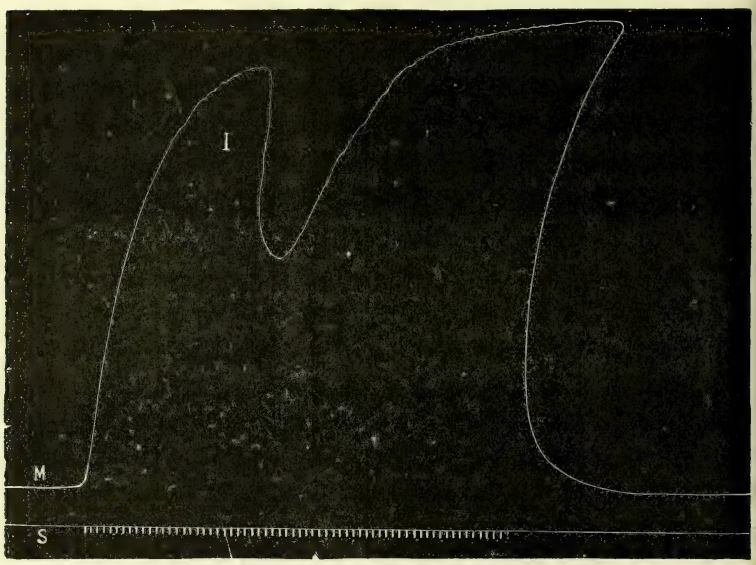

Fig. 38. — Contraction initiale du muscle tétanisé.

traction initiale du tétanos dépend de l'excitabilité croissante et décroissante du muscle sous l'influence d'excitations successives.

En effet, si l'on tétanise un muscle avec des excitations très fréquentes et d'intensité moyenne, on voit que l'ascension de la courbe myographique n'est pas absolument brusque et définitive. Elle se fait en deux temps. Il y a un premier temps d'ascension brusque, un second temps de ralentissement, ou de relâchement, ou d'état stationnaire, puis un troisième temps d'ascension définitive du muscle qui arrive alors au tétanos

complet. Avec des excitations extrêmement fréquentes, comme l'ont vu MM. Bernstein, Lamansky, Wittich, etc., le phénomène est très net, mais il est encore facile à voir avec des excitations de fréquence modérée, fait qui n'avait pas encore été observé, et qui n'existe peut-être pas pour le muscle de la grenouille.

La figure ci-jointe indiquera, mieux que ne peut le faire une description nécessairement très obscure, quelle est la forme du tétanos obtenu avec des excitations faibles. On voit,

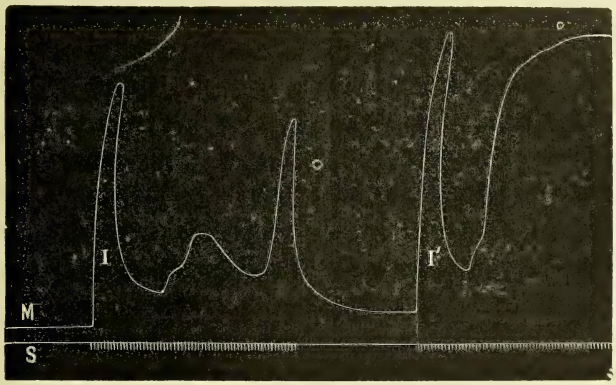

Fig. 39. — Contractions initiales, I et I' du muscle tétanisé.

sur la figure 38, qu'avec les excitations marquées à la ligne S, et assez peu fréquentes pour que les diverses secousses soient encore visibles sur la courbe myographique, il y a une contraction initiale I dont la courbe est très distincte.

Les explications que nous avons données plus haut relativement à l'augmentation d'excitabilité du muscle au début des excitations isolées, permettront facilement d'assimiler le phénomène de la contraction initiale au phénomène de l'excitabilité croissante (comparer la figure 28 et la figure 38).

Dans l'un et l'autre cas, il s'agit d'une période d'excitabilité croissante qui va ensuite en diminuant brusquement.

Les grandes secousses données par le muscle au début

des excitations l'ont épuisé, et alors il se relâche. Par suite de ce relâchement, la courbe myographique descend et on a ainsi la contraction initiale marquée en I, figure 38; en I et en I', figure 39.

Il n'y a donc pas lieu de faire de la contraction initiale un phénomène inexplicable ; c'est, au contraire, la confirmation des faits exposés plus haut et relatifs à l'excitabilité rapidement décroissante du muscle.

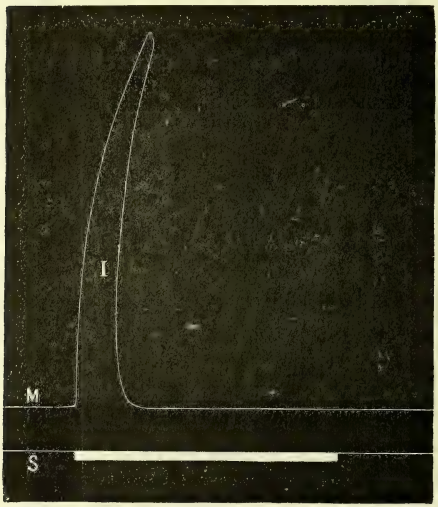

Fig. 40. — Contraction initiale du muscle tétanisé avec des excitations très fréquentes.

Étudions maintenant le tétanos qui survient après la contraction initiale : trois cas peuvent se présenter :

1° Le tétanos est complet, sans rythme, sans oscillations, et la constriction de la pince est totale, sans relâchement pendant tout le temps que durent les excitations électriques.

Sur la figure 38, on verra un exemple de ce tétanos complet qui succède à la contraction initiale ; si les excitations n'avaient pas été supprimées, le tétanos aurait été complet, comme on peut le deviner par l'inspection de la figure.

2° Le tétanos, au lieu d'être complet, est rythmique.

On trouvera un exemple de ce tétanos rythmique, consécutif à la contraction initiale, en examinant la figure 41.

Après la contraction initiale, le tétanos s'établit, mais, au lieu de former un plateau, il forme une ligne brisée régulière. Les constrictions et les relâchements du muscle se font suivant un rythme régulier (les excitations étant bien plus fré-

quentes que les oscillations du muscle). En se comportant ainsi, le muscle tétanisé par des courants fréquents suit la même marche d'excitabilité croissante et décroissante que le muscle soumis à des excitations très espacées. Quoi qu'il en soit, c'est toujours le même phénomène : seulement, dans un cas (fig. 22), ces périodes de l'excitabilité différente sont très rapides, dans l'autre cas, comme les excitations sont plus espacées, les périodes de l'excitabilité sont beaucoup plus lentes.

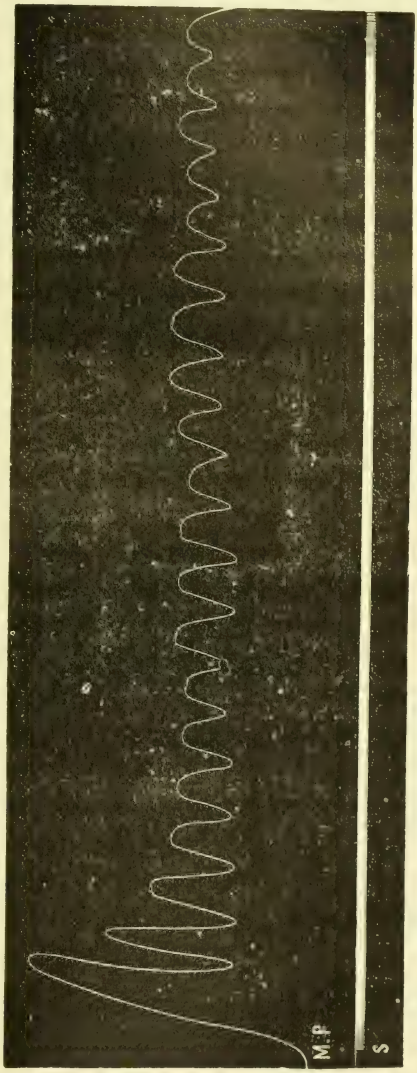

Fig. 41. — Tétanos du muscle de la pince. — Forme rythmique spéciale à ce muscle.

La forme du tétanos n'est pas toujours rythmée avec autant de régularité, et il arrive souvent que les oscillations sont très irrégulières et à peu près impossibles à prévoir (voyez par exemple la figure 39).

3° Il peut se faire que l'épuisement du muscle, après la contraction initiale, soit tel qu'il ne puisse plus donner de tétanos, et qu'après sa première ascension il revienne définiti-

vement à la ligne de relâchement. On voit (fig. 40), un exemple de cette contraction initiale unique et non suivie de tétanos.

Reportons-nous, pour expliquer ce fait, à la figure 28, et supposons que, dans cette figure, les excitations, au lieu d'être très espacées, soient très fréquentes. Il y aura dans ce cas, par suite du rapprochement de toutes les secousses, une ascension considérable jusqu'au point A ; mais, une fois que ce point aura été atteint, le muscle épuisé reviendra à son état primitif, et, quoique les excitations électriques continuent, il n'y aura plus d'effet moteur appréciable.

Ainsi entre les courbes myographiques de la figure 28 et de la figure 40, il n'y a pas de différence essentielle ; si l'on suppose ramassées et condensées pour ainsi dire en une seule secousse les secousses isolées de la figure 28, on aura la secousse en apparence unique de la figure 40, *contraction initiale :* par suite de l'épuisement consécutif à cette contraction, le muscle sera complètement relâché. Insistons sur ce fait, car il est très important pour la compréhension de la contraction initiale unique des muscles tétanisés. Que le lecteur compare la figure 28 à la figure 40, il verra qu'il s'agit là du même phénomène, mais dans la figure 40 les excitations sont très rapprochées, et la secousse du muscle contracté est extrêmement élevée, par suite de la fusion des diverses petites secousses dont la contraction initiale est composée, tandis que, dans la figure 28, ces secousses, restant isolées et disséminées sur un long espace, n'atteignent qu'une très faible hauteur.

Cette contraction initiale du début suivie d'un relâchement du muscle, alors que le muscle reste constamment excité, a un grand intérêt théorique. En effet, plusieurs savants ont pensé que, pour que le muscle donnât des tétanos ayant cette forme (contraction initiale suivie de relâchement), il était nécessaire d'employer des excitations extrêmement fréquentes. Par suite de cette grande fréquence, disent-ils, l'excitation du muscle avec des courants induits fréquemment répétés équivaut à l'excitation avec un courant de pile, et la secousse don-

née au début est identique à la secousse donnée par un muscle, lorsqu'on ferme le courant de pile, quand le muscle est dans le circuit. Nous pensons que cette explication est moins simple que celle qui est donnée par nous, à savoir, l'épuisement rapide du muscle après la contraction initiale. Dans les figures 28, 38, 39 et 40, on voit que la constriction première du muscle est suivie d'un relâchement, d'un épuisement plus ou moins marqué du tissu musculaire qui répond alors moins bien aux excitations consécutives, égales aux premières.

Nous ferons remarquer aussi qu'il n'est pas nécessaire, pour provoquer cette contraction initiale suivie de relâchement total, d'employer des excitations électriques très fréquentes ; pourvu que les excitations soient suffisamment faibles et suffisamment fortes, on retrouvera, quelle que soit la fréquence des excitations, la même perte totale d'excitabilité après la contraction initiale. Nous ne donnons pas ici de figure exprimant ce phénomène, mais on s'en rendra compte assez exactement en supposant que dans la figure 40 les excitations sont espacées. En somme, la secousse de la figure 40 doit être absolument assimilée à la contraction initiale.

Les explications que nous donnons de ces différents phénomènes sont peut-être difficiles à comprendre, mais l'examen attentif des tracés myographiques (fig. 28, 38, 39, 40, 41) y suppléera avec avantage ; on verra toujours ces deux faits très nettement indiqués :

1° L'augmentation d'excitabilité au début ;

2° L'épuisement succédant à cette augmentation d'excitabilité.

Suivant que ces deux périodes sont plus ou moins rapides, on a les différentes formes de contractions qui sont indiquées sur les figures reproduites plus haut.

Plusieurs physiologistes (Bernstein, Grunhagen, Engelmann)[1] ont pensé que cette contraction initiale ne pouvait

1. Voyez Bernstein (*Archives de Pflüger*, t. V, p. 318 ; t. XVIII, p. 121), et,

avoir lieu que si les excitations étaient extrêmement fréquentes (plus de 250 par seconde), d'après Bernstein, et que dans ce cas les courants induits très fréquemment interrompus devaient être assimilés aux courants de pile, lesquels donnent une secousse à la clôture, et une autre à la rupture, alors que le muscle est relâché pendant tout le temps que passe le courant. Or, cette explication me paraît peu vraisemblable. Il est au contraire bien plus rationnel d'admettre qu'il s'agit uniquement d'une diminution de l'excitabilité musculaire. L'analyse, trop longue peut-être, des différents faits indiqués plus haut, montre bien qu'entre les effets des excitations très fréquentes, et des excitations très espacées, il n'y a pas de différence essentielle, pour ce qui concerne l'excitabilité croissante et décroissante du muscle. Pour voir apparaître quelque chose d'analogue, sinon d'identique à la contraction initiale, point n'est besoin de 250 excitations par seconde : avec des excitations isolées, à une par seconde, on a les mêmes effets.

Pour l'explication du tétanos rythmique, comme celui qui a été indiqué à la figure 41, il est nécessaire de donner encore quelques détails.

Si l'on excite un muscle très frais par des excitations fortes (2 piles Thomson, O de la bobine), rythmées à 1 par seconde environ, alors que le muscle est tendu par un poids moyen (20 grammes par exemple), la constriction sera très énergique, avec ou sans contracture, mais, en tout cas, il y aura une période de relâchement brusque et une autre de relâchement plus lent. Très rapidement, au bout de vingt à trente secousses, les secousses diminueront de hauteur, la période de relâchement brusque n'existera plus, la secousse sera très allongée, durant près d'une demi-seconde, en diminuant beaucoup de force à chaque excitation.

On arrivera ainsi assez vite à rendre le muscle presque

dans ce même recueil, d'autres travaux de MM. Wittich, Engelmann, Setschenow et Grunhagen.

complètement inexcitable; mais la diminution d'excitabilité paraîtra fort peu régulière. En réalité cette irrégularité ne sera qu'apparente, car en examinant avec soin la hauteur des différentes secousses, on constatera que cette hauteur n'est pas soumise à des caprices, qu'elle se fait au contraire suivant une loi constante. Si la secousse précédente a été forte, la secousse suivante sera faible ; si au contraire la secousse précédente a été faible, la secousse qui suit sera forte.

Si les choses étaient exactement ainsi, il s'ensuivrait que le rythme serait régulier et facile à découvrir : malheureusement il y a une complication qui rend le phénomène obscur. En effet, après une secousse faible, il devrait y avoir une secousse forte; or cette secousse forte ne se produit pas tout de suite, mais seulement après deux ou trois excitations qui paraissent augmenter l'excitabilité du muscle, absolument comme au début de l'expérience. De là un rythme très irrégulier. Il semble qu'après une série de secousses faibles une nouvelle période recommence pour le muscle, avec accroissement, puis diminution de l'excitabilité. En un mot, il faut, pour apprécier les oscillations de l'excitabilité, examiner *non pas les secousses isolées, mais les groupements de secousses*, et dans chacun de ces groupements on retrouvera les deux périodes d'augmentation et de diminution de l'excitabilité.

Ce qui confirme cette hypothèse, c'est l'expérience suivante. Soit un muscle déjà très fatigué, alors que les excitations rythmées à 1 par seconde ne donnent plus que de très faibles contractions. Si l'on cesse pendant quatre ou cinq secondes les excitations pour les reprendre ensuite, à la reprise les secousses seront de nouveau très fortes; mais le fait ne se produira pas immédiatement : ce n'est qu'à la troisième ou à la quatrième secousse que se manifesteront les effets de la réparation d'une part et d'autre part de l'augmentation d'excitabilité. Ainsi, après une très courte pause, le muscle s'étant réparé pendant le rapide espace de temps de quelques secondes, son excitabilité a recommencé, et suit les périodes indiquées

précédemment, excitabilité croissante, puis décroissante.

Il sera permis de faire une comparaison un peu fantaisiste. Lorsqu'une lampe s'éteint par défaut d'huile, elle ne s'éteint pas tout d'un coup, mais avec des alternatives de clarté et d'obscurité, oscillant entre la lumière et les ténèbres : il semble à chaque instant qu'elle soit sur le point de renaître; au moment où l'obscurité est presque complète, la lueur reparaît, pour décroître de nouveau, et dans ces alternatives, la lumière décroît constamment jusqu'au moment où tout disparaît, et où l'ombre se fait complète.

Il en est ainsi de l'excitabilité du muscle qui décroît graduellement, mais rythmiquement, que les courants soient fréquemment interrompus, ou qu'ils soient au contraire isolés et rythmés à 1 par seconde. Telle est sans doute la raison du tétanos rythmique. Le muscle s'épuise rapidement, et alors sa constriction diminue, mais, comme l'effort qu'il fait alors est nul, il se répare; sa constriction augmente alors, et ces alternatives d'épuisement et de réparation font qu'il se relâche et se contracte rythmiquement.

Si j'insiste sur ces faits, ce n'est pas seulement parce qu'ils n'avaient pas encore été signalés, et qu'on ne voit rien de semblable sur le muscle de grenouille; c'est surtout parce qu'ils donnent quelques éclaircissements sur la fonction musculaire, en général. On avait pensé que le muscle cardiaque qui, sous l'influence d'excitations très fréquentes, donne un tétanos rythmique, diffère totalement des autres muscles, et que ce rythme est dû aux ganglions intracardiaques. Mais, depuis que Ranvier a montré que dans la pointe du cœur, laquelle donne aussi des contractions rythmiques, il n'y a pas de ganglions nerveux, on a été forcé d'admettre que le muscle du cœur avait cette propriété spéciale de se contracter rythmiquement sous l'influence d'excitations constantes (ou analogues par leur fréquence aux excitations constantes).

Si l'on compare la révolution cardiaque (systole et diastole) au rythme de l'excitabilité dans le muscle de la pince, on

verra que l'analogie est très remarquable. *Un muscle qui s'épuise très vite, et qui se répare très vite, peut être assimilé au cœur, et réciproquement.* Pendant la période d'épuisement, les excitations seront sans effet moteur ; tandis que, grâce à la rapide réparation, les mêmes excitations auront, peu de temps après, un effet moteur. La période d'épuisement du muscle de la pince, période pendant laquelle les excitations ne produisent plus de mouvement, sera comparable exactement à la période post-systolique du muscle du cœur, période pendant laquelle il n'y a pas de contraction.

Telle est donc, ce semble, l'explication la plus rationnelle des mouvements rythmiques du cœur. Le cœur s'épuise par une systole, et pendant son épuisement il cesse de se contracter ; mais, comme il se répare très vite, il peut de nouveau, après quelques instants de repos, donner une contraction systolique. On n'aurait peut-être pas le droit de proposer cette explication, si elle n'était appuyée sur ce fait démontré pour le muscle de la pince, à savoir : que ce muscle, s'épuisant très vite, se répare aussi très vite, et que, s'il paraît inexcitable, lorsqu'il a été épuisé, il reprend son excitabilité quelques secondes après ; ce court espace de temps a suffi à lui rendre son excitabilité.

Si nous résumons maintenant ces différents faits, de manière à les faire comprendre dans leur ensemble, nous arrivons aux conclusions suivantes :

1° Le muscle soumis à plusieurs excitations égales entre elles, et rythmées à 1 par seconde au minimum, *augmente d'excitabilité*, pourvu que les excitations soient faibles (fig. 19, 24, 28, 29, 31).

2° Cette augmentation d'excitabilité a lieu aussi bien lorsqu'il y a mouvement apparent que lorsqu'il n'y a pas de mouvement apparent : par là s'explique le phénomène de l'*addition latente* (fig. 29).

3° Le muscle tendu par un poids n'a pas la même forme de contraction que le muscle tendu par un poids nul ou beau-

coup plus faible, et le relâchement du muscle tendu par un poids fort est beaucoup plus rapide. Il y a donc dans ce muscle un état de *contraction latente* (fig. 30, 31, 32, 34).

4° Le muscle en état de contraction latente est plus excitable que le muscle en état de relâchement vrai (fig. 32).

5° On peut épuiser un muscle par des excitations n'ayant pas d'effet moteur. Ainsi le muscle en état de contraction latente peut être épuisé par des excitations qui n'ont pas d'effet apparent.

6° A la période d'excitabilité croissante succède une période d'*excitabilité décroissante*, identique à la fatigue ou à l'épuisement.

7° Cet épuisement survient très rapidement : mais la *réparation est aussi très rapide;* de là il résulte :

a. Que le tétanos peut être rythmique (fig. 41);

b. Qu'il y a au début du tétanos une *contraction initiale* survenant avec des excitations de n'importe quelle fréquence, et qu'on peut même retrouver l'analogue de la contraction initiale avec des excitations rythmées à 1 par seconde (fig. 38, 39, 40);

c. Qu'on peut comparer le muscle cardiaque, dont les mouvements sont rythmiques, au muscle de la pince dont l'excitabilité suit une marche rythmique, et assimiler à la période diastolique du muscle cardiaque la période d'épuisement du muscle de la pince.

VII

De l'excitation ganglio-musculaire.

Au lieu d'exciter directement et isolément les muscles ou les ganglions, on peut exciter simultanément les uns et les autres.

A cet effet, voici comment je procédais. Une des pinces était

préparée comme il a été dit plus haut pour que sa constriction pût être enregistrée. Par l'extrémité de sa branche fixe sectionnée passait un des rhéophores du courant excitateur :

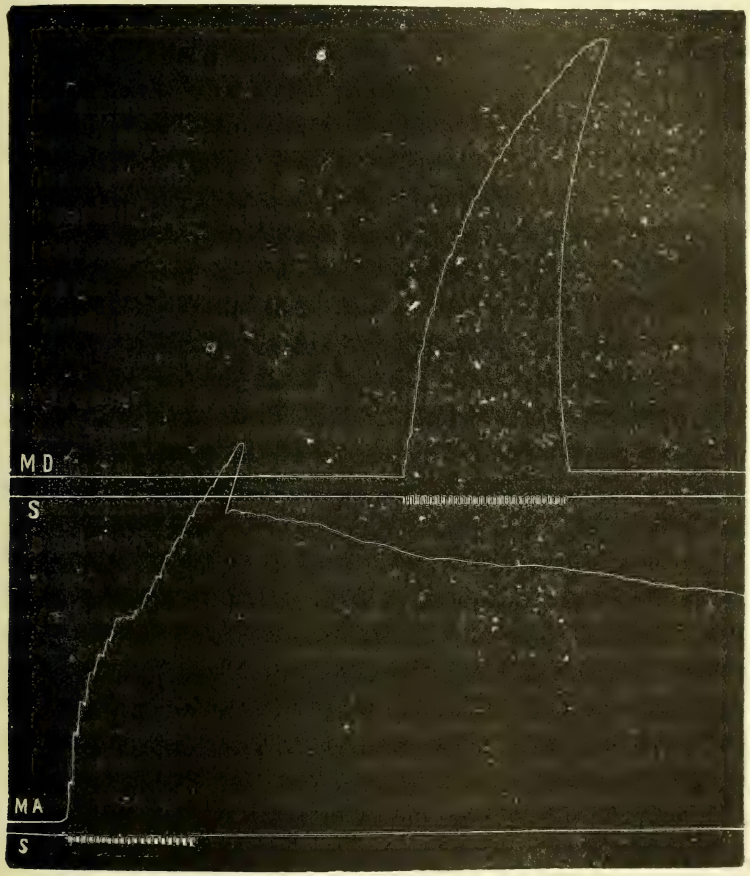

Fig. 42. — Comparaison de la secousse musculaire provoquée par l'excitation musculaire directe M D et de la secousse provoquée par l'excitation ganglio-musculaire M A. — (On voit sur la courbe myographique M A, au milieu de l'ascension de la courbe, un ralentissement qui correspond à la contraction initiale.)

l'autre pince étant coupée, je plaçais l'autre rhéophore dans le tronçon adhérent au corps.

On constate alors que la forme de la contraction n'est plus

la même que si l'on excitait directement le muscle. Après chaque excitation le muscle ne se relâche pas, mais reste contracturé.

Cette contracture est évidemment une réaction des ganglions à l'excitation électrique. Ces ganglions modifient donc, en la prolongeant, l'excitation qu'ils ont subie.

Sur la figure 42 on voit que, si la chute de la courbe musculaire de l'excitation directe est brusque et rapide (M D), après l'excitation ganglio-musculaire il n'y a pas de chute brusque, mais un plateau de contracture prolongée (M A). Quoique ces phénomènes soient dus à une influence ganglionnaire tout à fait assimilable à l'influence de la volonté, chez les animaux supérieurs, on peut néanmoins l'enregistrer et constater sa régularité.

En effet, chez les animaux inférieurs comme l'écrevisse, les phénomènes volontaires ne sont pas indéterminés; ils ont lieu aussi nécessairement, aussi fatalement, que les phénomènes moteurs dus à l'excitation du tissu musculaire. Mais, pour avoir des résultats semblables, il faut expérimenter sur des écrevisses dont l'état physiologique (je dirais presque psychologique) est le même; sur des écrevisses malades ou fatiguées on ne peut plus observer cette contracture ganglionnaire.

Nous ferons remarquer qu'entre cette contracture produite par la réaction des ganglions à une excitation — même faible —, et la contracture provoquée par la réaction du muscle à une très forte excitation il existe une très grande analogie. C'est qu'en effet les lois de l'excitation nerveuses sont les mêmes que les lois de l'excitation musculaire, et toutes les fois que l'on compare ces deux ordres de phénomènes, on est sûr de pouvoir établir des rapprochements très instructifs.

Si, lorsque le muscle est ainsi contracté par l'influence de la volonté, on excite à la fois ganglions et muscle avec un courant fort, il y aura une secousse brusque, puis, aussitôt après, un relâchement, de sorte que pour faire cesser une

contracture telle que celle de la figure 42, provoquée par un courant faible, il aurait suffi d'exciter les ganglions et le muscle avec un courant fort.

Il y a donc entre les excitations faibles et les excitations fortes cette différence, que les premières provoquent une secousse suivie de contracture, mais que les autres provoquent une secousse sans contracture.

Toutefois, lorsque l'excitation forte a provoqué une secousse suivie de relâchement, aussitôt après le relâchement, la contracture reparaît. Ainsi il existe une contracture tardive après des excitations fortes et une contracture immédiate après des excitations faibles, parce que, dans le premier cas, il y a un relâchement entre la secousse et la contracture, et, dans le second cas, ce relâchement n'a pas eu lieu.

Voici, ce semble, comme on peut expliquer ces divers phénomènes : une excitation forte a épuisé les ganglions, mais, aussitôt après ils se sont réparés de nouveau, et ont pu, après ce relâchement momentané, donner de nouveau une contracture. Il y a donc là quelque chose de tout à fait analogue à ce que nous avons vu sur le muscle tétanisé en étudiant la contraction initiale. En examinant la figure 39, I', figure destinée à démontrer un autre phénomène, on aura une idée assez exacte de la forme de la secousse ganglio-musculaire provoquée par une excitation forte. Cette secousse est suivie d'abord de relâchement, puis d'une contracture volontaire. Ce qui distingue l'élément nerveux de l'élément musculaire, c'est que l'élément nerveux est épuisé bien plus rapidement, et qu'après une excitation forte toujours il y a un relâchement dû à l'épuisement, relâchement suivi, il est vrai, de contracture.

Faisons remarquer l'analogie qui existe entre la contracture du muscle (due à l'excitation forte de ce muscle), et la contracture d'origine nerveuse (due à l'excitation forte des ganglions). Comme nous avons eu déjà occasion de le dire, les muscles et les ganglions nerveux se comportent de même vis-à-vis

des excitations électriques, et l'analogie des réactions de ces deux tissus est très frappante. On peut donc dans une certaine mesure assimiler la réaction volontaire qui suit une excitation nerveuse (contracture d'origine nerveuse), à la réaction du muscle qui, après une excitation forte, reste comme contracturé (contracture d'origine musculaire).

Cet épuisement rapide se manifeste aussi si on emploie les excitations tétanisantes. Le plus souvent alors la contraction initiale est la seule qui se produise, et on a des courbes myographiques tout à fait analogues à la courbe myographique M I de la figure 40.

Non seulement l'élément nerveux s'épuise plus facilement que l'élément musculaire, mais encore il est plus excitable, et cette excitabilité présente quelques points intéressants.

Que si l'on excite l'appareil ganglio-musculaire avec des courants induits (deux piles Thomson), rythmés à dix par seconde, on voit que, pour provoquer une réaction du muscle, il faut que la bobine soit environ aux n°s 11 ou 12. Si alors on sectionne la patte et qu'on excite absolument de la même manière la patte sectionnée, il faudra augmenter la force du courant induit et mettre la bobine aux n°s 9, ou 8,5.

Par conséquent, si l'excitation avait d'abord provoqué un mouvement, c'est que ce mouvement n'était pas dû à l'excitation même du muscle, mais à l'excitation des ganglions, plus excitables que le muscle, et qui ont transmis au muscle l'excitation qu'ils ont subie.

Cette remarque est assez importante pour permettre de comprendre quel est le mécanisme de l'excitation ganglio-musculaire. Avec cette excitation ganglio-musculaire, ce sont les ganglions qui sont excités, et les effets moteurs que l'on constatera devront être attribués à l'influence ganglionnaire : ils permettront par conséquent de juger de la réaction même des ganglions à l'excitation.

L'excitation ganglio-musculaire présente encore une autre particularité assez imprévue.

Si l'on excite d'abord les ganglions avec des courants induits d'intensité moyenne, il n'y aura pas de réaction. Mais si alors on les excite avec un courant plus fort, et qu'on recommence à les exciter avec le même courant que tout à l'heure, alors ce même courant provoquera une réaction. Il semble qu'il y ait là une augmentation d'excitabilité sous l'influence de l'excitation antérieure. Ainsi, pour préciser les idées, dans un cas, le courant induit (10 excitations par seconde, 2 piles Thomson) ne provoquait de réaction des ganglions qu'à 10,5 de la bobine. A 9, il y a une secousse très forte, avec relâchement, puis contracture. Alors, après un très court repos, à 12,5 de la bobine, il y a une réaction et une secousse très apparente. On sectionne ensuite la patte, et on constate qu'au n° 9 de la bobine, c'est à peine s'il y a une secousse musculaire[1].

Telle est donc, en général, l'excitabilité de ces divers éléments :

Ganglions inexcitables à 12, excitables à 11 ;

Ganglions, après une excitation forte, excitables à 12 ;

Muscle sectionné inexcitable à 10, excitable à 9.

Ce fait de l'excitabilité, développée par une excitation forte, peut être comparé à certains faits observés sur l'homme. Il est certain que, lorsqu'il y a une excitation forte d'un nerf périphérique de la sensibilité, l'excitabilité, pourvu que l'excitation n'ait pas été trop forte, au lieu d'être diminuée, s'est trouvée augmentée.

En se reportant à la figure 23, on voit que, sous l'influence d'excitations égales, successives, l'excitabilité va en croissant, et cela, pour les ganglions nerveux, aussi bien que pour le muscle. Ce qu'il y a de remarquable, c'est que

1. L'insuffisance de ces mensurations électriques est évidente. Mais elles datent de 1878 ; c'est-à-dire de l'année même où ont été organisées et codifiées les mesures électriques.

l'accroissement d'excitabilité est beaucoup plus considérable pour les ganglions que pour le muscle, et que, si l'on peut saisir, quand il s'agit du muscle, presque toutes les formes de transition, depuis la première jusqu'à la cinquième excitation, je suppose, ces formes de transition n'existent pas dans le cas d'excitation ganglio-musculaire. Si par exemple on compare le tracé représenté par la figure 43 avec le tracé de la figure 9, on verra qu'il n'y a pas, sur la figure 43, d'intermédiaire entre la non-contraction et la contraction, tandis que, dans la figure 9, où l'excitation, au lieu d'être ganglio-musculaire, est musculaire, il y a toutes les transitions, depuis l'ascension à peine sensible de la courbe myographique jusqu'à une secousse bien accentuée. Il semble que l'excitation ganglionnaire ne puisse se traduire dans le muscle que par une secousse forte. Cette différence dans l'addition latente des excitations ganglio-musculaires ou musculaires n'est cependant pas une divergence essentielle. Dans l'un et l'autre cas, il s'agit d'un même phénomène (augmentation d'excitabilité sous l'influence d'excitations antérieures).

Si l'on continue à exciter les ganglions et le muscle, on voit des secousses se produire à chaque excitation. Toutefois ces secousses sont différentes des secousses de l'excitation musculaire, en ce sens qu'elles sont encore, au moins en apparence, plus irrégulières. On observe bien les mêmes phénomènes d'augmentation et de diminution de l'excitabilité avec des périodes d'épuisement et de réparation; mais l'observation est très difficile.

Nous dirons donc comme conclusion :

1° Les ganglions sont plus excitables que le muscle;

2° Une excitation moyenne rend les ganglions plus excitables;

3° Après chaque excitation il y a une sorte de *contracture*, qui est tantôt immédiate, tantôt séparée de la secousse pri-

mitive par une période d'épuisement dû au relâchement ganglionnaire;

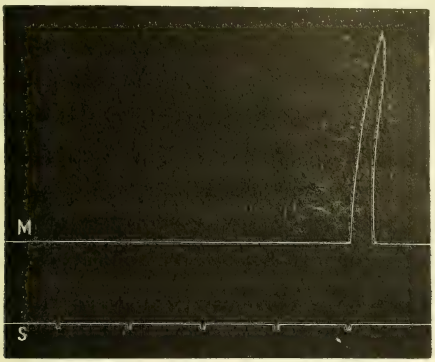

Fig. 43. — Addition latente des excitations ganglio-musculaires.

4° Avec l'excitation ganglio-musculaire, l'augmentation d'excitabilité se fait silencieusement et à longue distance, sans qu'on puisse saisir les formes de transition entre l'excitation première qui reste sans effet, et l'excitation finale qui produit un mouvement;

5° Les secousses de l'excitation ganglio-musculaire suivent probablement les mêmes lois que celles de l'excitation musculaire directe; mais elles paraissent, par suite de la complexité des conditions physiologiques, assez irrégulières.

II

DES

MOUVEMENTS DE LA GRENOUILLE CONSÉCUTIFS

A L'EXCITATION ÉLECTRIQUE

Par M. Charles Richet.

On peut employer la méthode graphique pour déterminer un certain nombre de phénomènes en apparence aussi irréguliers et aussi fantasques que les mouvements volontaires exécutés par un animal intact, mais je ne ferai ici qu'expliquer les figures qui sont jointes à cette courte notice.

Si l'on prend une grenouille fixée solidement sur une planchette, et qu'on attache une de ses pattes au myographe, ou, ce qui vaut mieux encore, son gastro-cnémien, on peut, en étudiant la courbe que donne le levier du myographe, se faire une idée des mouvements volontaires de fuite ou de défense que l'animal exécute ou cherche à exécuter.

Je n'ai pas étudié ces mouvements volontaires dans leur forme, mais seulement dans leurs relations avec l'excitant qui les a provoqués.

Fig. 44. — Mouvements volontaires de la grenouille.

La ligne inférieure indique les excitations électriques; la ligne supérieure, très irrégulière, les mouvements volontaires de l'animal. A gauche de la figure, la première excitation électrique a déterminé un mouvement prolongé. Par suite de l'épuisement, les excitations identiques survenant ensuite n'ont plus d'effet. — Vitesse minimum du cylindre. — Myographe indirect.

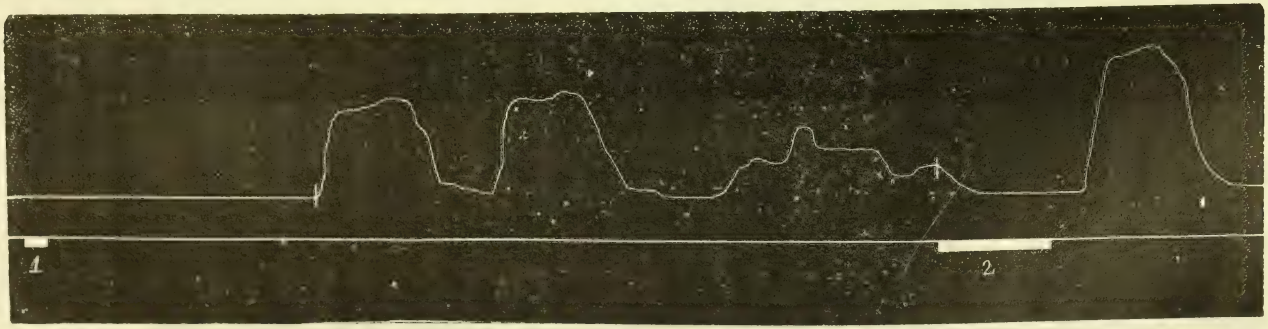

Fig. 45. — Mouvements volontaires de la grenouille.

A gauche de la figure, excitation électrique qui, avec *un très grand retard*, détermine un mouvement volontaire prolongé. Pendant que s'exécute ce mouvement volontaire, on fait agir de nouveau l'électricité qui provoque immédiatement le relâchement de la patte. Ce relâchement a lieu tant que l'électricité agit; mais dès qu'elle cesse, les mouvements volontaires reprennent. — Vitesse minimum du cylindre. — Myographe indirect.

On ne pourra confondre ces sortes de mouvements et les mouvements réflexes proprement dits. En effet, lorsqu'on étudie les mouvements réflexes, l'animal est décapité et n'a plus de volonté. Au contraire, dans mes expériences, l'animal est intact, et n'a subi aucune mutilation que les piqûres d'épingle nécessaires pour l'attacher solidement.

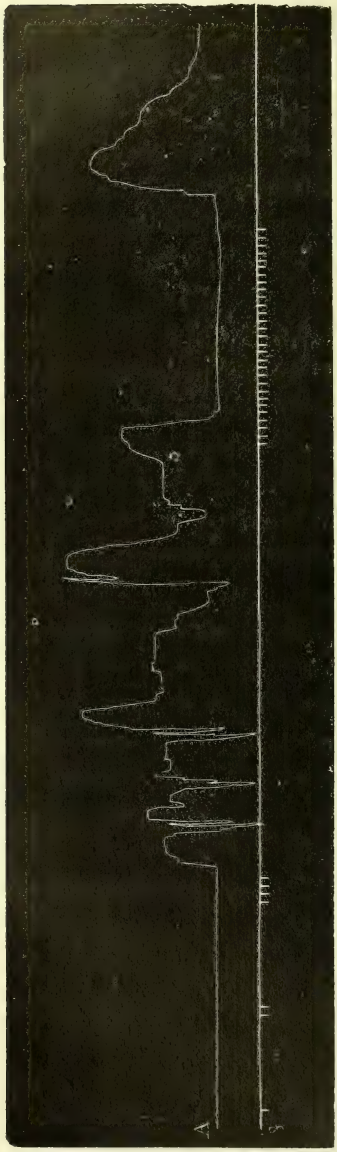

Fig. 46. — Mouvements volontaires de la grenouille.

Sur cette figure on voit d'abord l'addition latente ; car une excitation n'a rien produit, non plus que deux excitations, tandis que quatre excitations ont déterminé un mouvement. Pendant que ce mouvement, très prolongé, s'exécute, on excite la patte (du côté opposé) par l'électricité. Il y a relâchement immédiat. Dès que l'électricité cesse, le mouvement de la grenouille recommence. Comme les mouvements ont été inscrits par le myographe direct, on distingue sur le tracé des mouvements de flexion et d'extension de la patte, mouvements qui s'exécutent brusquement et indiquent que la grenouille a fait une série d'efforts pour s'enfuir. — Vitesse minimum du cylindre.

Quoique ces mouvements volontaires soient tout à fait différents des mouvements réflexes, cependant, la méthode pour constater les uns et les autres est à peu près la même, et les lois qui les régissent les uns et les autres sont assez semblables. Quelque prévue que soit cette analogie, elle n'en est pas moins importante à constater, et il nous semble que cela n'avait pas encore été établi.

Sur la première figure, on voit comment une excitation électrique très brève peut déterminer une réponse très prolongée de la grenouille. La même figure montre aussi l'épuisement consécutif aux grands mouvements de l'animal. En 2 et 3, les excitations électriques qui viennent après la première (celle qui est marquée à la gauche de la figure), quoi-

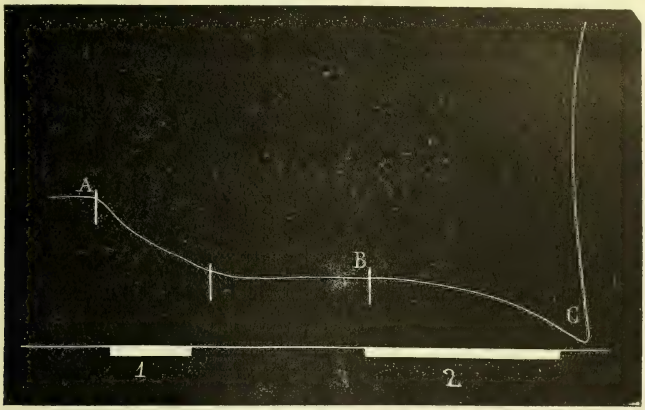

Fig. 47. — Mouvements volontaires de la grenouille.

En A est l'état de tonicité du muscle normal, état intermédiaire entre le relâchement complet et la contraction. On fait agir l'électricité à la périphérie du membre opposé. Aussitôt, la patte se relâche. Dès que l'électricité cesse, la tonicité revient : la ligne est de nouveau horizontale. Une nouvelle excitation électrique amène le relâchement de la patte de B en C; mais, dès que cette nouvelle excitation a cessé, il y a une ascension brusque qui indique que l'animal a exécuté un mouvement volontaire.

que étant d'intensité égale et beaucoup plus prolongées, restent sans effet.

On peut voir aussi sur la figure 45, comme sur la précédente, qu'une excitation de courte durée provoque une réaction très prolongée dans les centres nerveux. Il y a là une vibration de la substance nerveuse, vibration qui dure peut-être cent fois plus longtemps que l'excitation même. C'est une propriété générale des centres nerveux de répondre, par une vibration très prolongée, à une excitation très brève.

La même figure montre aussi que si, pendant les grands mouvements de l'animal, on excite par l'électricité la patte

d'un côté, et même l'extrémité tout à fait périphérique de cette patte, comme, par exemple, la deuxième et la troisième pelote digitales, je suppose, cette excitation périphérique retentira sur les centres, de manière à arrêter le mouvement qu'ils ont commandé. Si une grenouille se débat vigoureusement sur la planchette, dès que l'on fait passer dans une patte un courant électrique tant soit peu fort, on arrête aussitôt ses mouvements de fuite, et les muscles de l'une et de l'autre

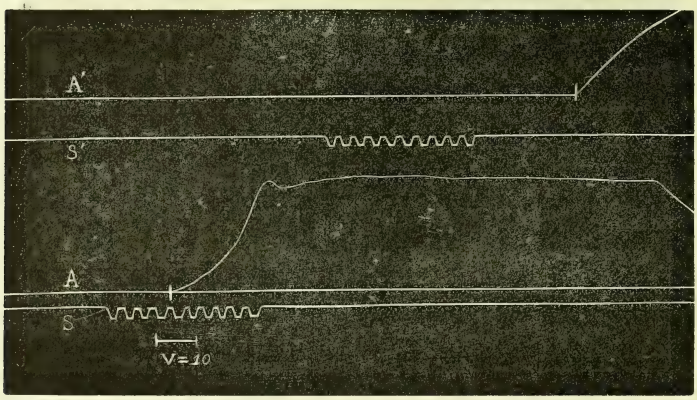

Fig. 48. — Vitesse des mouvements volontaires.

En A S, première excitation; en A' S', deuxième excitation. En V, on a indiqué la vitesse du cylindre pendant un dixième de seconde. On voit que la première excitation S a provoqué une réponse assez rapide, environ 0,15 de seconde. Au contraire, la deuxième excitation, égale à la première, a provoqué une réponse beaucoup plus lente ; environ 0,6 de seconde.

patte se relâchent immédiatement. Tout se passe comme s'il y avait une sorte d'interférence dans la moelle entre les excitations qui viennent de la périphérie et celles qui viennent des centres nerveux.

Sur les figures 46 et 47, on verra encore ce même phénomène de relâchement réflexe. Les légendes qui accompagnent l'une et l'autre de ces figures suffiront, je pense, à en expliquer les principales conditions.

Il est assez important de noter que les excitations périphériques exercent une action d'arrêt non seulement sur les mouvements volontaires, mais encore sur la tonicité des muscles.

Le mot interférence, que nous avons employé tout à l'heure, ne saurait être pris au pied de la lettre. C'est une forme de langage qui n'a d'autre avantage que celui de faire comprendre nettement le phénomène.

Nous passons maintenant à un autre ordre de faits qui se trouvent, assez vaguement indiqués, dans les quatre figures qui précèdent; mais celles que nous allons donner sont plus explicites.

Il est remarquable que les grenouilles supportent, sans réagir par une réponse, des courants électriques même très intenses. On sait que le nerf moteur réagit à des courants électriques

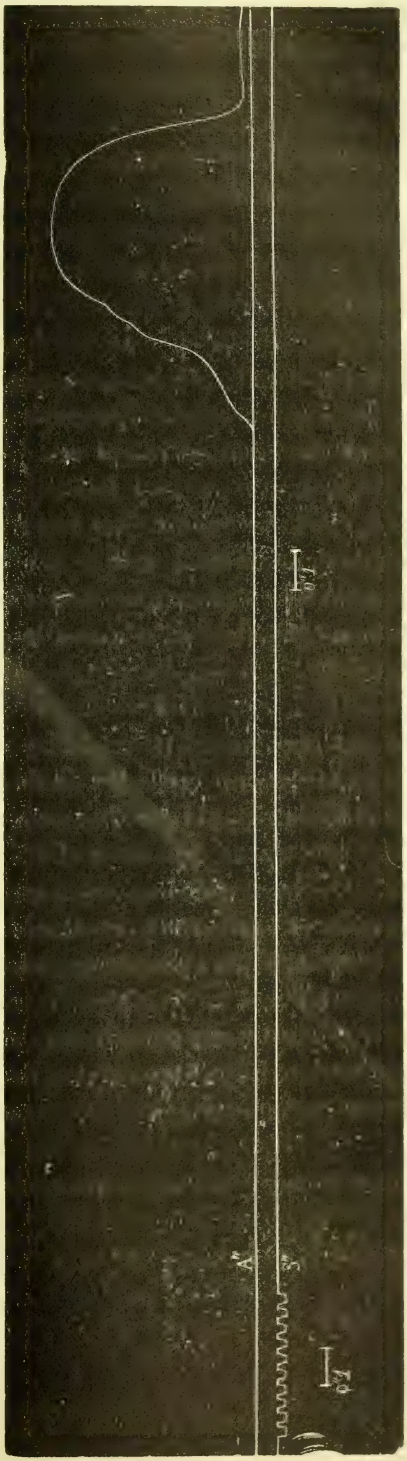

FIG. 49. — Vitesse des mouvements volontaires.

Sur cette figure est représenté le retard de la cinquième excitation, identique aux deux premières de la figure 18, comme intensité et comme rythme. Par suite de l'épuisement de l'animal, le retard est considérable.

très faibles (deux éléments Thomson, n° 22 de la bobine[1]), tandis que les mouvements de réponse de la grenouille ne se font qu'au n° 10 de la bobine.

La réaction est toujours très lente. Dans aucun cas, je n'ai pu observer de mouvement de fuite séparé de l'excitation par un intervalle moindre de 0,15 de seconde. La figure 48 (A S) indique cette réponse au maximum de vitesse. Elle a lieu quand la grenouille est très fraîche, non épuisée par des excitations antérieures, et quand l'excitation électrique est très forte.

Mais si l'on vient, quelques secondes après, à exciter de nouveau la grenouille par des excitations identiques, on pourra constater que le retard est devenu beaucoup plus grand.

On voit que la seconde excitation : A′ S′, est déjà bien plus retardée que la première.

Le retard va en s'accentuant de plus en plus, si bien qu'à la cinquième excitation, A″ S″, on a le grand retard marqué sur la figure 49.

Quelquefois le retard est plus considérable encore, surtout si l'animal est quelque peu fatigué. Pour constater ces longues durées interposées entre le début de l'excitation électrique et le moment de la réponse réactionnelle, il faut continuer les excitations jusqu'à ce que la grenouille se soit décidée à répondre.

Une série d'excitations répétées pendant longtemps finit par stimuler enfin l'excito-motricité de ses centres nerveux.

On arrive ainsi à des retards qui peuvent atteindre une ou deux minutes. Le tableau suivant donne quelques indications sur ce phénomène.

1. Nous appellerons, pour abréger, *numéro* de la bobine le nombre de centimètres d'écartement entre la bobine inductrice de Du Bois-Reymond et la bobine induite. Numéro 22 signifie donc : 22 centimètres d'écartement entre le fil induit et le fil inducteur.

EXCITATION.	UNE GRENOUILLE NON FATIGUÉE.	UNE GRENOUILLE FATIGUÉE.	QUATRE GRENOUILLES FATIGUÉES. (Moyenne.)	UNE GRENOUILLE NON FATIGUÉE. (Moyenne.)
	secondes.	secondes.	secondes.	secondes.
1re	0,30	4,30	2,00	11,00
2e	0,60	5,00	3,00	0,80
3e	0,70	3,00	4,90	2,10
4e	0,80	5,00	4,40	4,10
5e	1,00	5,70	4,60	5,70
6e	»	6,70	5,10	»
7e	»	13,50	»	»

Il faut noter l'accroissement d'excitabilité qui succède aux premières séries d'excitations :

EXCITATION.	INDUIT N° 12.	INDUIT N° 10.	INDUIT N° 8.	INDUIT N° 6.	INDUIT N° 4.
	secondes.	secondes.	secondes.	secondes.	secondes.
1re	5,5	3,6	9,0	9,1	8,3
2e	1,3	1,3	8,5	6,1	5,5
3e	0,9	3,3	9,1	8,6	Ne répond plus.
4e	80,0	Ne répond plus.	Ne répond plus.	Ne répond plus.	—
5e	Ne répond plus.	—	—	—	—

Ces deux phénomènes inverses, l'augmentation d'excitabilité et la fatigue, déterminent, conjointement avec l'intensité de l'excitation, une rapidité plus ou moins grande de la réponse. De là la complexité du phénomène, surtout si l'on fait intervenir, comme il convient, la réparation de la fatigue, réparation qui s'observe si l'on met un certain intervalle entre les différentes séries d'excitations. Quoi qu'il en soit, avec une série d'excitations égales, séparées les unes des autres par des intervalles de quelques minutes entre chaque expérience, il y aura d'abord augmentation d'excitabilité, puis fatigue, puis, enfin, épuisement complet, et ces périodes se traduiront par des réponses de plus en plus rapides, puis de plus en plus lentes, puis, enfin, par l'absence complète de réponse.

D'une manière générale, la réponse est d'autant plus rapide que l'excitation est plus forte. En voici un exemple :

NUMÉRO DE LA BOBINE.	RETARD DE LA RÉPONSE.	
	UNE GRENOUILLE non fatiguée.	QUATRE GRENOUILLES un peu fatiguées. (Moyenne.)
	secondes.	secondes.
12.	18,00	100
10.	3,20	82
8.	2,50	25
6.	1,25	21
4.	1,25	12
2.	1,00	7
0.	1,25	11

Deux faits principaux se dégagent de ces différentes séries d'expériences : c'est d'abord la très grande durée des actions cérébrales ou bulbaires de la grenouille. Une durée de 15′ est certainement très considérable, surtout si on la compare aux réactions presque instantanées du tissu nerveux ou du tissu musculaire.

En second lieu, c'est la rapidité de l'épuisement, qui, dès la seconde excitation, est aussi manifeste que possible. Au contraire, le muscle reste excitable presque indéfiniment. D'après Kronecker, un muscle de grenouille peut donner, sans être épuisé, plus de 2 500 secousses. Des animaux dont la circulation est intacte peuvent donner des secousses musculaires en nombre presque indéfini. Les centres nerveux ne se comportent pas de même; le nombre des mouvements généraux qu'ils peuvent ordonner (au moins chez des grenouilles, à la suite d'excitations électriques) est très limité, puisque, dès la cinquième ou sixième excitation, le retard est considérable, et que bientôt il n'y a plus aucune réaction.

Les mouvements réflexes proprement dits sont difficiles à observer quand on excite les extrémités cutanées périphériques. Mais, si l'excitation porte sur un nerf, on observera faci-

lement le mouvement réflexe provoqué par l'excitation de ce nerf. Dans certaines conditions, lorsque, par exemple, le courant excitateur est très fort, le mouvement réflexe, ainsi analysé, a la régularité d'un mouvement musculaire provoqué par l'excitation directe du tissu. Il est vrai qu'avec une excita-

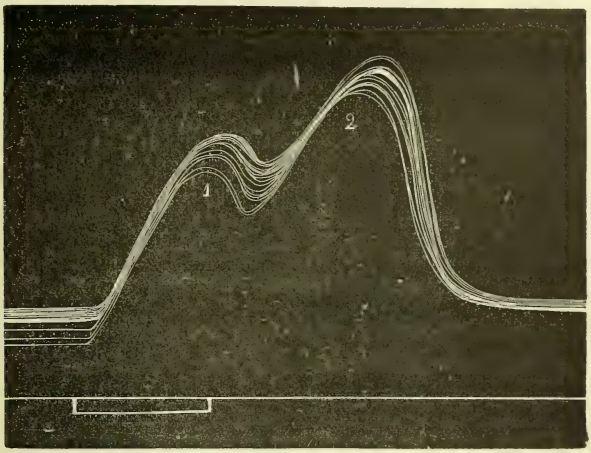

Fig. 50. — Mouvements réflexes.

Vitesse maximum du cylindre. A chaque tour l'interruption du courant (qui produit une clôture et une rupture) est faite au même point qui est indiqué par le signal de la ligne inférieure. Les secousses 1 répondent à la clôture, les secousses 2 répondent à la rupture. Par suite de l'augmentation de tonicité de la moelle, la ligne de repos du muscle est graduellement de plus en plus élevée.

tion très forte, il est difficile d'empêcher une certaine diffusion de l'électricité dans la patte du côté opposé.

Quoi qu'il en soit, voici la forme de deux secousses musculaires (clôture et rupture) provoquées par action réflexe, la moelle étant coupée à la région dorsale. La secousse, je suppose, est celle du gastro-cnémien de droite, alors que l'excitation portait sur le nerf sciatique de gauche. On voit, sur la figure 50, la régularité extrême des secousses musculaires réflexes. Le muscle revient après chaque secousse presque complètement à sa position initiale.

Si l'on fait la même expérience sur une grenouille intacte, à la contraction musculaire réflexe viendra se surajouter une

contraction musculaire volontaire. La figure 51 donne un exemple net de cette succession des phénomènes. Après les deux secousses réflexes, C et R, le muscle ne revient pas à son état primitif. En effet, l'animal, qui a reçu une excitation douloureuse, réagit, et fait un mouvement volontaire de fuite ou de défense, mouvement qui s'inscrit sur le tracé, et dont le point de départ est en A.

Cette figure est intéressante; car elle permet de comparer

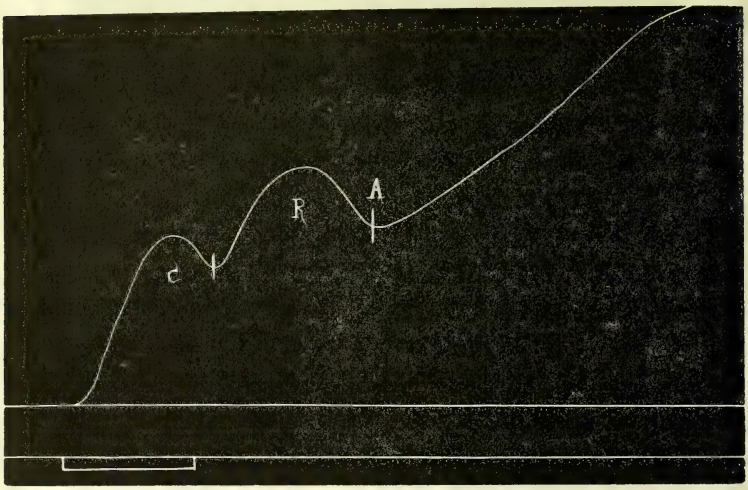

Fig. 51. — Mouvements réflexes et volontaires.

Même expérience et même dispositif que dans la figure 50; la seule différence est que, dans l'expérience de la figure 51, la grenouille est intacte; tandis que, dans l'expérience de la figure 50, la moelle épinière a été coupée dans la région dorsale. On voit, comme précédemment, les secousses C et R, qui répondent à la clôture et la rupture du courant. Mais, après la secousse R, le muscle, excité par les centres nerveux volontaires donne une grande contraction, dont le point de départ est en A. La distance qui sépare le début de la secousse A du début de la secousse C mesure exactement la durée de l'action cérébrale volontaire.

très exactement la forme et la rapidité de la secousse réflexe proprement dite et de la secousse volontaire. Le temps qui s'écoule depuis le point de départ de la secousse C jusqu'au point de départ de la secousse volontaire A mesure précisément le temps qu'il a fallu aux centres nerveux pour transformer une excitation périphérique douloureuse en un mouvement volontaire de fuite ou de défense.

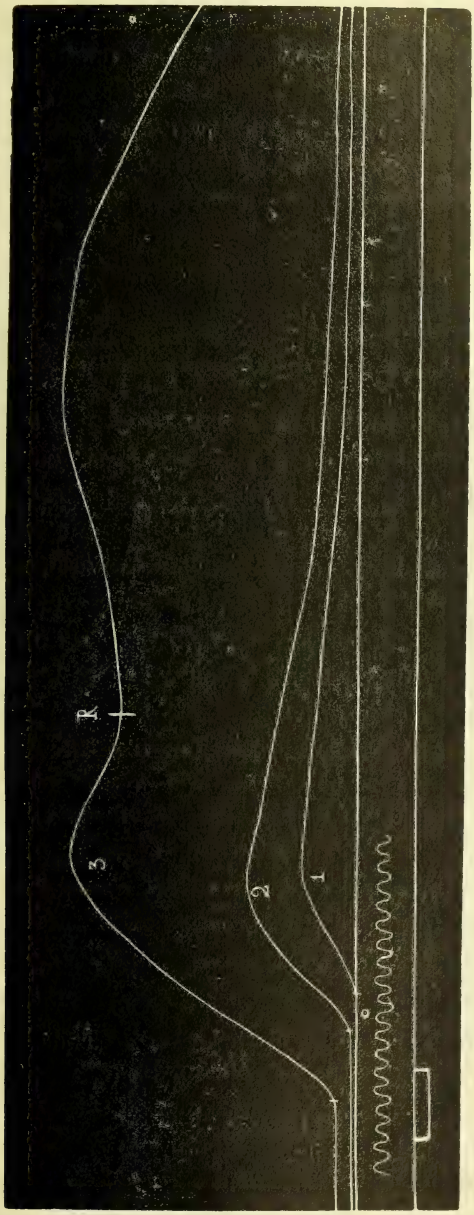

Fig. 52. — Mouvements réflexes et volontaires.

Vitesse maximum du cylindre. Les oscillations du diapason (placées entre la ligne des signaux et les courbes myographiques) représentent un centième de seconde. Les trois secousses 1, 2, 3 sont réflexes; la secousse R, qui succède à la secousse 3, est volontaire. Dans les secousses 1 et 2, la moelle a répondu uniquement à la rupture, tandis qu'à la 3e excitation, étant devenue plus excitable, elle a répondu à la clôture du courant. On voit aussi, sur cette figure, l'augmentation de tonicité de la moelle et des centres nerveux. Après la première, comme après la seconde secousse, le muscle ne revient pas complètement à sa position primitive. De plus, par suite de l'augmentation d'excitabilité de la moelle, la secousse réflexe est de plus en plus rapide.

Dans le cas de la figure 51, l'excitation a été très forte, et,

alors, la première excitation a suffi à déterminer un mouvement de réponse. Mais si l'excitation est plus faible, c'est à peine si les premières excitations paraîtront agir sur les centres nerveux. Elles agiront cependant en augmentant leur excitabilité, de sorte que chaque excitation laissera après elle une excitabilité plus grande. J'ai pu montrer que le même phénomène se constate sur le muscle; mais il est beaucoup plus marqué quand il s'agit des centres nerveux. La figure ci-jointe (figure 52) montre l'augmentation d'excitabilité des centres bulbo-médullaires soumis à trois excitations (clôture + rupture) égales entre elles. La secousse 1 est très retardée et petite; la secousse 2 est un peu plus prompte et plus élevée. Enfin, la secousse 3 est beaucoup plus rapide et beaucoup plus haute; on voit même, pendant la période du relâchement du muscle qu'à la secousse réflexe proprement dite succède une contraction que nous pouvons appeler volontaire, contraction dont le point de départ est en R; de sorte qu'on peut facilement, sur cette figure comme sur la précédente, mesurer le temps qu'il a fallu aux centres nerveux pour commander un mouvement général.

Si l'excitation est plus faible encore, il faut beaucoup plus d'excitations successives pour déterminer un mouvement général. Ainsi, sur la figure 53, on voit qu'il n'a pas fallu moins de vingt excitations pour provoquer un mouvement volontaire tel que celui qui est marqué en A. Cependant, par suite de l'action médullaire, le muscle n'est pas complètement revenu, après chaque secousse, au relâchement primitif. Les dernières secousses sont suivies d'une semi-constriction, intermédiaire entre la contraction totale et le relâchement complet. Mais, comme l'indique l'inspection de l'animal, comme on peut le voir encore par l'examen même du tracé, cette tonicité de la moelle ne peut être comparée à un mouvement volontaire véritable, tel que celui qui est marqué en A.

Nous ne voulons pas insister davantage sur l'exposé de ces faits, car, avec les graphiques que nous donnons ici, on en aura

assurément une meilleure idée que par de longues explications. Il est cependant un dernier point qu'il ne faut pas omettre.

En effet, jusqu'ici, nous nous sommes servi de l'expression : *mouvements volontaires ;* mais on n'a le droit de dire d'un mouvement qu'il est volontaire, que si ce sont les hémisphères cérébraux supérieurs qui l'ont commandé. Or, si l'on

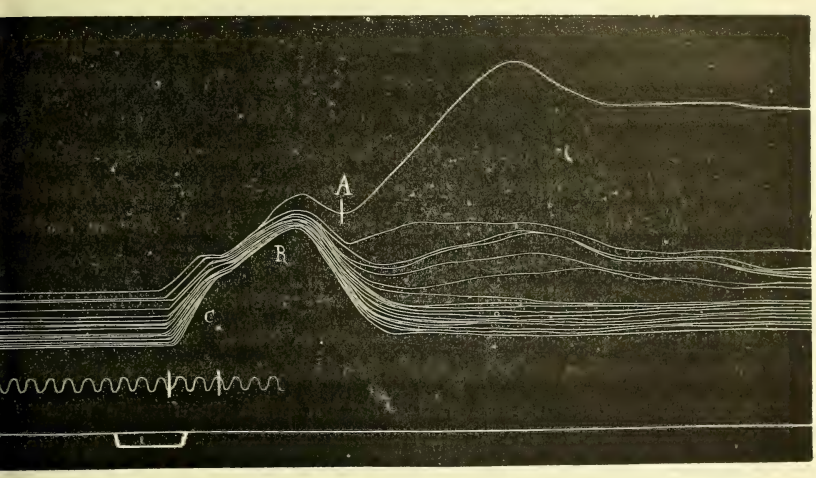

Fig. 53. — Mouvements réflexes et volontaires.

Même dispositif que dans les trois expériences précédentes. C et R, secousses réflexes de clôture et de rupture. La tonicité de la moelle va en augmentant depuis la première jusqu'à la dix-huitième secousse ; mais ce n'est qu'à la vingtième qu'il a réellement en A un mouvement volontaire. La forme de cette secousse est différente de la semi-constriction qui succède aux secousses réflexes.

enlève à une grenouille ses hémisphères cérébraux, on peut reproduire exactement les mêmes expériences. Les mouvements de fuite et de défense suivent les mêmes règles, relativement à l'intensité de l'excitation. Au contraire, dès que le bulbe a été sectionné, on n'observe plus de pareils mouvements généralisés.

De là cette conclusion que les mouvements généraux sont régis par le bulbe, non par les hémisphères cérébraux. L'examen attentif de l'animal permet d'instituer une très grande différence entre les mouvements réflexes, même géné-

ralisés, d'une grenouille sans bulbe, et les mouvements de défense et de fuite, prolongés et répétés, d'une grenouille privée d'hémisphères.

A-t-on le droit d'appeler mouvements volontaires des mouvements qui sont régis par le bulbe? Et, si on les appelle mouvements réflexes, ne faut-il pas les différencier des mouvements réflexes beaucoup plus simples qu'exécute une grenouille sans moelle allongée? Les mouvements de défense qu'exécute une grenouille normale peuvent-ils être appelés réflexes? Je me contente de poser ces questions sans essayer de les résoudre.

Je ferai aussi remarquer ce fait, assez surprenant: qu'une grenouille normale, intacte, excitée par des courants électriques douloureux, ne répond pas par ses hémisphères cérébraux, mais par son bulbe.

Enfin, j'appellerai l'attention sur ceci: les actions cérébrales, qui paraissent si irrégulières, sont, en réalité, soumises à des lois qu'on peut déterminer. Ce n'est ni le hasard ni la fantaisie qui font que telle ou telle grenouille répond ou ne répond pas aux excitations douloureuses. Ce sont, d'une part, la nature des excitations; d'autre part, l'état physiologique de l'animal qui déterminent la réponse. En tout cas, c'est un phénomène déterminable, qu'on peut analyser par l'expérimentation. Toutes les expériences qu'on entreprendra sur ce sujet permettront de pénétrer plus profondément dans la physiologie générale des centres nerveux.

III

DE L'INFLUENCE DE LA DURÉE ET DE L'INTENSITÉ DE LA LUMIÈRE SUR LA PERCEPTION LUMINEUSE

Par MM. Ant. Breguet et Ch. Richet.

On admet généralement que la lumière est toujours perçue, même si sa durée est très courte, et on cite, non sans raison, l'exemple de l'étincelle électrique, qui ne dure le plus souvent qu'un temps inappréciable, et qui est cependant toujours aperçue.

Cette opinion ne nous a pas paru complètement fondée, et, guidés par des faits que l'un de nous a eu l'occasion d'exposer ailleurs[1], nous avons pensé qu'il fallait tenir compte pour la perception lumineuse non seulement de la durée et de l'intensité de la lumière, mais encore du rapport de ces deux facteurs.

Si l'on recherche quels sont les expérimentateurs ayant traité cette question, on ne trouve pas qu'ils aient envisagé

1. Ch. Richet, Recherches sur la sensibilité. *Thèse de doctorat*. Paris, 1877.

sous cette forme simple le problème qui nous occupe. Rood[1] admet qu'une durée de 0,000,000,004 de seconde suffit pour que la lumière soit perçue, ce qui ne constitue pas une solution satisfaisante. Kunkel[2] a cherché le temps nécessaire pour qu'une sensation de couleur atteigne son maximum. Ses expériences l'ont conduit à admettre qu'il y a un rapport entre la durée et l'intensité; mais il n'applique pas ce résultat aux cas où la durée et l'intensité sont assez faibles pour que la sensation soit nulle, et il suppose alors que ses déterminations sont dans les limites de l'erreur expérimentale. Il pense, en outre[3], que, si l'on représente par une courbe l'excitabilité de la rétine, la tangente à l'origine est presque la même pour des lumières d'intensités différentes.

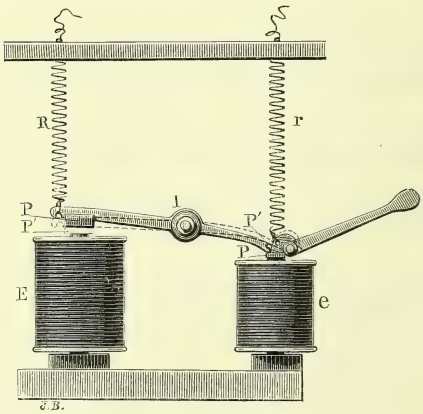

Fig. 54.

E, *e*, Electro-aimants.
P, *p*, Armatures des électro-aimants E, *e*.
R, *r*, Ressorts antagonistes.
S, Levier en aluminium obturant le faisceaux lumineux.

Pour vérifier nos conjectures théoriques, il nous fallait un appareil capable de produire des éclairs de durées de plus en plus courtes, et la disposition de notre appareil est représentée figure 54.

Le noyau de fer doux de l'électro-aimant E, ayant plus de masse que celui de l'électro-aimant *e*, il conservera pendant plus longtemps son magnétisme.

Lorsque le courant qui attire les armatures cesse de passer

1. *Journal de Silliman*, 1871, t. II, p. 15.
2. Ueber die Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Zeit (*Archives de Pflüger*, 1874, t. IX, p. 197).
3. Ueber die Erregung der Netzhaut (*Archives de Pflüger*, 1877, t. XV, p. 40).

dans le circuit, l'armature P se soulève la première sous l'influence du ressort *r*. La palette S dégage alors le rayon lumineux et lui permet d'impressionner l'œil de l'observateur. Un instant après, l'électro-aimant E se désaimante et abandonne l'armature P qui se relève brusquement. Le levier *l* s'applique aussitôt sur l'armature *p*, l'abaisse, et rétablit, par suite, la palette S dans sa position primitive, de façon à obturer le faisceau de lumière.

Ainsi donc, au moment où le circuit est ouvert, la palette cache le faisceau ; pendant la fermeture du circuit, les deux armatures sont attirées, et la palette restera en place ; mais, aussitôt que le courant sera interrompu, en raison de la différence du magnétisme rémanent des deux électro-aimants, la palette S dégagera pendant un temps très court l'accès de la source lumineuse.

On conçoit que, sous l'influence des deux forces antagonistes, à savoir l'attraction causée par le magnétisme rémanent et la tension du ressort, les armatures seront sollicitées par la plus énergique des deux.

Il est à remarquer que le ressort R doit vaincre la tension du ressort *r*, et par conséquent être plus puissant que lui, et plus sera grande la différence de force de ces deux ressorts, plus courte sera la durée de l'éclair, puisque la palette S sera remise en place plus vite et plus brusquement.

Ainsi, pour produire l'éclair le plus court possible, il faudra donner au ressort R la plus grande tension et au ressort *r* la plus faible. Cependant une trop grande différence de ces tensions pourrait faire que l'arrêt des deux électro-aimants fût interverti et qu'il ne se produisît aucun éclair.

Toutefois, dans la pratique, l'inertie des pièces mobiles est un obstacle à la réalisation des éclairs extrêmement courts.

Nous devons ajouter que les rayons lumineux sont concentrés par une lentille au point occupé par la palette S à son état de repos.

La source de lumière était quelconque ; mais son intensité

était diminuée par l'interposition de lames de verre enfumées et de diverses colorations. La pile employée se composait de deux éléments Grenet ou de six éléments Bunsen. Il était, en effet, indispensable, pour combattre l'action des ressorts tendus et pour augmenter le magnétisme rémanent, d'accroître l'intensité du courant excitateur.

Telles sont les dispositions que nous avons adoptées. Elles nous permettaient : 1° de diminuer l'intensité de la lumière (en plaçant devant la flamme du gaz des plaques de verre enfumées), et 2° de diminuer la durée de cette lumière (en augmentant la tension du ressort R).

Après quelques essais infructueux, nous sommes arrivés aux résultats suivants :

1. Une lumière faible, perçue très nettement lorsqu'elle excite la rétine pendant une longue durée, devient invisible quand la durée diminue (à savoir lorsque l'on tend le ressort R).

2. Pour la rendre de nouveau visible, il suffit d'augmenter son intensité (ce qu'on obtient en enlevant une ou plusieurs des plaques de verre enfumées).

3. On peut encore la rendre visible en répétant l'excitation lumineuse faible et de très courte durée un très grand nombre de fois. C'est ce qu'on réalise en interrompant le courant par un diapason ou un trembleur quelconque, de manière que la plaque obturatrice de la lumière vibre de cinquante à deux cents fois par seconde. Dans ces conditions, la lumière faible est vue très nettement.

Ce phénomène est absolument identique à ce qui a été démontré pour les autres sensibilités, la sensibilité à l'électricité, par exemple. C'est un phénomène d'addition latente : les excitations faibles non perceptibles s'accumulent de manière à être rendues perceptibles.

4. Le mouvement de va-et-vient de la plaque d'aluminium fait que la partie supérieure de la lumière est vue pendant plus de temps que la partie inférieure. En effet, la plaque

obturatrice met un certain temps à accomplir sa course, et ce temps, si court qu'il soit, a cependant une influence sur la perception lumineuse.

Supposons l'ouverture lumineuse partagée en deux segments A et B. Au début du mouvement de la plaque S, ce segment B sera encore recouvert par la plaque. Un instant après, ce même segment B sera découvert, mais un peu plus tard, quand la plaque S tend à revenir à son point de départ, la partie B sera encore recouverte. Pendant toute cette période (0,002 à 0,001 de seconde), le segment A sera découvert, tandis que le segment B ne sera vu que pendant un temps

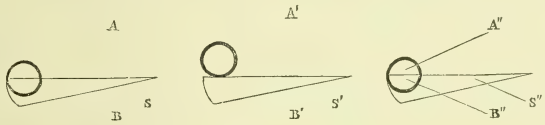

Fig. 55. — Schéma de l'appareil de déclanchement qui laisse voir la rondelle lumineuse.

L'abaissement de la plaque n'est complet en A' que pendant un temps très court.

deux fois plus court. Aussi, lorsque la lumière est d'intensité moyenne et de durée très courte, on ne voit pas un cercle tout entier, mais seulement le croissant supérieur A, ce qui s'explique très bien par ce fait qu'il est vu plus longtemps que le segment inférieur B. On peut s'assurer que la plaque obturatrice accomplit sa course entière, en augmentant l'intensité de la source lumineuse. Alors on voit également bien les deux segments A et B, et la lumière apparaît comme un cercle lumineux, et non plus comme un croissant supérieur.

5. En plaçant devant la source de lumière des verres de différentes couleurs, on peut étudier l'influence relative de la durée et de l'intensité sur la perception des couleurs.

Quoique plusieurs auteurs[1] aient dit que la perception des

1. Kunkel, *loc. cit.*, p. 215.

couleurs succède à la perception lumineuse d'une excitation de couleur, et qu'au début la sensation lumineuse existe seule, nous n'avons pu vérifier ce fait. Si on interpose devant la source lumineuse des verres rouges, bleus, verts, enfumés, on reconnaît toujours, même lorsque la durée de l'éclair est extrêmement courte, sa coloration. Cependant, comme cette durée était au moins d'un millième de seconde, nous ne pouvons infirmer les observations des auteurs qui ont expérimenté avec des durées plus courtes encore.

6. C'est avec le rouge que l'on observe le plus nettement le phénomène de l'addition latente. Avec le bleu, et surtout la lumière blanche, l'expérience est plus difficile à faire.

7. Comme on peut le supposer, nous avons cherché à préciser le nombre d'interruptions nécessaires pour permettre à l'addition latente de s'établir ; mais nous avons bientôt reconnu que toute détermination positive serait illusoire. En effet, il ne faut pas croire qu'entre la perception et la non-perception il y ait un hiatus infranchissable. Au contraire, le moment où on commence à apercevoir la lumière, est très près du moment où on ne voit rien, et il faut une grande attention pour le déterminer avec certitude. Ainsi que cela a été remarqué depuis longtemps (Aubert, Brücke, etc.), la fatigue de la rétine a une très grande influence sur son excitabilité. L'œil exposé quelque temps à la lumière est bien moins sensible que l'œil qui est resté dans l'ombre.

Aussi, avant de faire nos observations, avions-nous soin de rester pendant quelque temps dans l'obscurité, de manière à donner à la rétine son maximum d'excitabilité.

Même avec cette précaution, il y a encore, pour l'excitabilité de la rétine, à divers moments et chez des individus différents, de telles variations, que l'on ne peut arriver à préciser exactement l'instant où la perception visuelle commence à s'exercer.

Nous pensons toutefois que lorsque les interruptions ne

sont pas plus que de 20 à 30 par seconde, il n'y a pas d'addition latente ; au contraire, avec un diapason vibrant cent fois par seconde, les résultats d'addition latente sont très nets.

8. En résumé, nous avons pu démontrer que l'opinion générale relative à la perception des lumières très brèves n'est pas exacte, et que, s'il est vrai qu'une lumière très courte et intense provoque toujours une perception, une lumière très courte et très faible ne peut pas vaincre l'inertie de la ré-

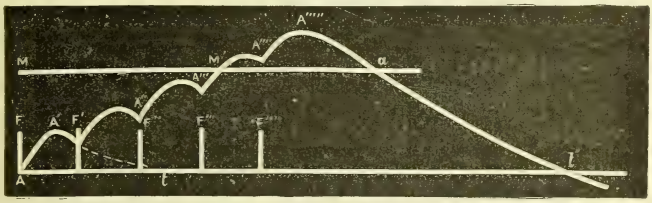

Fig. 56. — Addition latente des excitations visuelles.

tine et l'appareil cérébral de la vision, aussi n'est-elle pas perçue.

Représentons par un schéma les phénomènes que nous venons de démontrer. Soit At, la ligne des temps ; soit A, le moment où l'excitation se produit.

D'après la plupart des auteurs, la courbe de l'excitabilité rétinienne est telle que le maximum de l'excitabilité ne survient qu'un certain temps, après l'excitation (0″,18 d'après Brücke), temps variable, d'ailleurs, suivant la couleur et l'intensité de la lumière. Mais les auteurs qui ont traité la question ne se sont pas occupés du moment de la perception première.

Or, si on représente par Ma la ligne de la perception, on verra que le point M′, où commence la perception, ne coïncide pas avec le point A, et qu'un certain temps a dû s'écouler entre le moment de l'excitation (A) et le moment de la perception (M′).

Cela étant, toutes les excitations ne parviennent pas à atteindre la ligne MM′ a de la perception. Ce sont les excitations lumineuses faibles qui ne sont pas perçues (AA′A″). Elles excitent néanmoins faiblement la rétine ; on peut démontrer qu'elles ne sont pas inefficaces (comme elles semblent l'être) en les répétant un certain nombre de fois (vibrations du dia-

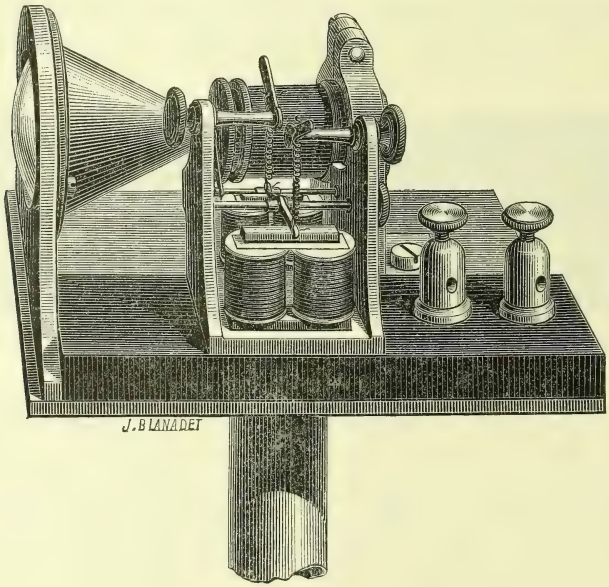

Fig. 56 *bis*. — Vue d'ensemble de l'appareil.

pason : 100 par seconde). La courbe E″ finale, rencontrera en M′ la ligne de perception et sera perçue alors, car elle s'ajoutera à la première, tandis que les deux oscillations isolées, c'est-à-dire séparées par un plus long intervalle, n'auraient aucun effet.

Sans doute ces théories ne sont que des hypothèses, mais elles sont appuyées sur des faits particuliers qui avaient passé inaperçus jusqu'ici ; et dorénavant, dans toute théorie de la sensation visuelle, il faudra tenir compte de la période d'inertie des organes percepteurs, période qu'on avait considérée

comme nulle, et dont nos expériences ont démontré l'existence[1].

1. Ce travail a été fait, il y a déjà plusieurs années, dans le laboratoire de notre cher et illustre maître, M. Marey.

Ce n'est pas sans émotion que j'inscris parmi les collaborateurs de cet ouvrage mon excellent ami Antoine Breguet, qu'une mort prématurée a enlevé à ses amis et à la science. Dans sa courte et brillante existence, il avait donné des preuves d'une ingéniosité traditionnelle en sa famille. C'était un esprit d'élite et un grand cœur. Il est mort à trente-deux ans !

Les faits que nous avions étudiés ensemble ont été confirmés formellement par de remarquables expériences de M. Bloch d'une part (*Bull. de la Soc. de biol.*, 1885) et de M. Charpentier (*Ibid.* 1887, page 3) qui ont pu, au fait principal que nous avions établi, ajouter quelques détails intéressants, relatifs à la différenciation des couleurs et à la distinction de la perception dans la qualité et l'intensité de la lumière.

IV

EXPÉRIENCES

SUR LE CERVEAU DES OISEAUX

Par M. Charles Richet.

Les expériences classiques de Flourens sur l'ablation des hémisphères cérébraux chez les oiseaux ont conduit à cette conclusion, universellement adoptée et confirmée par tous les expérimentateurs, que l'intelligence, pour cette classe d'animaux, réside dans les lobes cérébraux. Des pigeons, des poules, des dindons, dont les lobes cérébraux sont détruits, conservent la faculté de se mouvoir, de répondre par un mouvement à une excitation; mais ils n'ont plus de spontanéité. Plongés dans un *sommeil sans rêves*, ils sont incapables de sentir la faim, de chercher et de trouver leur nourriture, et ils ne donnent plus aucun signe d'intelligence.

Cependant, ni dans les travaux de Flourens ni dans les travaux des auteurs nombreux qui ont répété ses belles expériences, on ne trouve d'indications sur le rôle des différentes parties des lobes cérébraux des oiseaux. La masse hémisphérique totale était enlevée ; mais la fonction des différentes parties restait indéterminée.

Les expériences innombrables faites sur les mammifères, et les indications que l'on peut tirer de l'anatomie comparée, ont fait penser que l'intelligence des oiseaux réside dans la partie la plus superficielle, la couche corticale des hémisphères cérébraux.

J'ai pensé qu'il serait intéressant de déterminer quelles régions de l'encéphale sont plus spécialement, chez les oiseaux, consacrées à l'intelligence; et je n'ai pas pu vérifier l'exactitude de l'opinion commune, à savoir que c'est dans l'écorce cérébrale que gît l'intelligence des oiseaux.

Voici en effet plusieurs oiseaux : deux poules, deux canards, une oie qui ne présentent aucun trouble intellectuel. Malgré un examen minutieux, et répété bien souvent depuis trois mois, époque à laquelle ils ont été opérés, je n'ai pu découvrir aucun trouble dans leurs fonctions intellectuelles. En les plaçant à côté d'animaux intacts, des observateurs non prévenus n'ont pas pu distinguer les oiseaux opérés des oiseaux non opérés.

Voici quelle est l'opération qu'ils ont subie. Après avoir mis à nu largement tout l'encéphale, j'ai excisé avec le scalpel la couche la plus superficielle, j'ai complété la dilacération avec l'ongle ou avec le manche du scalpel, de manière à enlever sur les parties latérales, antérieures et postérieures, toute l'écorce du cerveau. Ainsi, chez ces animaux, l'écorce de substance grise des hémisphères a été enlevée complètement, sauf la partie basilaire, qui est restée intacte.

Sur une poule et sur un canard, l'expérience a été faite avec le thermocautère, qui permet de faire de très légères cautérisations, et très étendues en surface. Mais ce procédé, très commode au moment de l'opération, expose l'animal opéré à de graves accidents; de sorte que j'ai perdu beaucoup de poules et de canards, à qui l'ablation des hémisphères cérébraux avait été faite au moyen du thermocautère.

Je dois recommander pour ce genre d'expériences l'oie, et surtout le canard. Chez la poule, la mise à nu du cerveau,

l'incision des parois osseuses, la dilacération de l'encéphale, provoquent une hémorrhagie abondante, grave par elle-même et par ses conséquences ultérieures pour la santé de l'animal; mais qui a surtout cet inconvénient qu'elle gêne l'opérateur et l'empêche presque complètement de voir ce qu'il fait. Au contraire, chez le canard, il n'y a pas de perte de sang. Sur les huit canards que j'ai opérés, pas une seule fois il n'y a eu d'hémorrhagie. Même, dans deux ou trois cas, il ne s'est pas écoulé une seule goutte de sang, avant que le cerveau ait été entamé. Je me permets donc de recommander de faire l'expérience classique de Flourens sur le canard, plutôt que sur la poule; car sur le canard, par suite de l'absence complète d'hémorrhagie, on peut voir très nettement les parties qu'on veut atteindre. La sécurité de l'opération est donc aussi parfaite que possible, et on peut exactement limiter l'action, soit du scalpel, soit du thermocautère.

Dans ces expériences, j'évitais d'enlever et de toucher les parties profondes; autant que possible, je n'ouvrais pas le ventricule : en tout cas le plancher des ventricules n'a pas été touché, car on voit alors survenir les phénomènes de coma et de stupeur signalés par Flourens et tous les physiologistes : phénomènes que j'ai observés souvent, quand la destruction avait été trop profonde.

Il me sera permis d'appeler l'attention sur ce fait que chez les oiseaux (poules, canards, oies) la destruction *en superficie* du cerveau n'entraîne aucune lésion intellectuelle. Pour les plonger dans l'état de stupeur décrit par Flourens, il faut une destruction *en profondeur*.

Il n'y a donc pas lieu d'établir l'homologie fonctionnelle de l'écorce du cerveau chez les mammifères et chez les oiseaux. Chez les mammifères la couche corticale des hémisphères est probablement le siège de l'intelligence. On ne peut en dire autant des oiseaux, car dans les manifestations intellectuelles de l'oiseau dont l'écorce cérébrale a été détruite, nul changement ne peut être apprécié.

Je ne me dissimule pas d'ailleurs que les phénomènes intellectuels sont assez peu marqués chez les oiseaux, de sorte que l'appréciation de l'état psychique d'un oiseau est toujours assez délicate.

A vrai dire, l'observation faite immédiatement après l'opération donne des résultats tant soit peu différents de l'observation faite quelques jours ou quelques semaines après. Dès que l'opération a été terminée, les oiseaux se remettent sur pied, se secouent les plumes, et vont se cacher dans le coin le plus obscur de la salle. A ce moment ils voient, ils entendent, ils réagissent, ils comprennent. Si on les effraye, ils fuient, en se buttant contre les objets du laboratoire, sans s'arrêter, jusqu'à ce qu'ils aient rencontré un obstacle, comme un mur ou une planche, qui les arrête définitivement. Ils sont devenus très farouches, comme s'ils avaient perdu une certaine faculté d'inhibition, celle d'arrêter les mouvements instinctifs de la frayeur et de la fuite.

Au bout de quelques instants, ils deviennent plus farouches encore ; dans certains cas, au contraire, ils tombent au bout de quelques minutes dans un état de stupeur, analogue à l'état décrit par Flourens, et qui va s'aggravant pendant vingt-quatre heures. On est alors forcé de les alimenter, puis peu à peu la stupeur se dissipe, et l'animal revient à son état naturel.

Pour expliquer cette disparition des phénomènes de stupeur, il faut supposer, ou bien que cette stupeur est le résultat d'une excitation inflammatoire, ou bien qu'elle est la conséquence d'un épanchement hémorrhagique qui va en diminuant tous les jours, et qui, par la compression qu'il exerce, produit le coma.

Ce qui tend à confirmer cette opinion, c'est l'expérience suivante. Une poule est opérée comme il a été dit plus haut. Toute la périphérie du cerveau est détruite, sauf dans la région basilaire : coma, stupeur, mise en boule, impossibilité de l'alimentation spontanée. Au bout de trois jours, l'animal

est revenu à l'état qui paraît normal, et il est impossible de distinguer cette poule des poules non opérées. On pratique alors une nouvelle cautérisation très superficielle du moignon encéphalique. Nouvel état de stupeur qui dure encore deux ou trois jours, puis se dissipe, et l'état normal revient encore. Une nouvelle opération, mal faite, détermine la mort de l'animal.

J'ai observé le même phénomène sur deux autres poules; y a-t-il là un phénomène d'inhibition, ou un peu de sang a-t-il pénétré dans les ventricules à chaque cautérisation et déterminé la compression?

D'ailleurs, quand la destruction encéphalique a été superficielle, au bout de huit ou dix jours, tous les troubles intellectuels et sensitifs ont disparu. Quant aux troubles moteurs, tels qu'on en observe chez les chiens, il n'y en a jamais.

Pour étudier les phénomènes psychiques survenant chez des animaux dont les lobes cérébraux ont été enlevés, j'ai d'abord voulu étudier le *langage* du canard normal, afin d'étudier comment un canard à cerveau lésé se comporterait, comparativement au canard normal.

Il m'a paru qu'on pouvait ramener à six expressions vocales différentes toute la mimique laryngée des canards :

1° Le cri de frayeur ou de douleur : quand on effraye ou qu'on saisit brusquement un canard, il pousse le *quoin quoin* bien connu; cri perçant, prolongé, sorte de gémissement strident, facilement reconnaissable;

2° Le cri d'appel de deux canards séparés l'un de l'autre : ils émettent un cri bref, analogue au premier son, *quoin quoin*, mais beaucoup plus sec : chaque émission gutturale est isolée, séparée de la suivante par un long intervalle, jusqu'à ce que le canard éloigné ait, lui aussi, répondu de la même manière;

3° Le cri de reconnaissance : quand les deux canards séparés se sont retrouvés, ils donnent une série de petits *qua qua*, brefs, très rapides, se succédant à courts intervalles les

uns des autres, et bien moins stridents que les deux sons précédents;

4° Le cri de joie : c'est le cri bien connu du canard qui est dans la basse-cour ou sur l'étang; c'est le *quoin quoin quoin* répété une douzaine de fois, strident, éclatant;

5° Le cri d'un canard à qui on donne de la nourriture : il émet une série de petits sons brefs, très brefs, très pressés, qui ressemblent beaucoup au cri de reconnaissance, mais qui sont cependant moins sonores, plus longs et plus pressés que ce dernier;

6° Le cri ou plutôt le souffle bruyant du canard pressé par un chien : alors il pousse un son bizarre, une sorte de *phu phu;* ce soufflement ressemble vaguement au cri du chat qui se défend contre un chien.

On peut admettre que ces six intonations différentes représentent assez bien les divers états psychologiques de la conscience d'un canard. Si l'on ajoute à ces données celles qui résultent de l'examen prolongé et minutieux de toutes les allures diverses, on aura, je m'imagine, tout ce qui peut nous aider à juger quelle est la puissance intellectuelle de tel ou tel canard.

Il se trouve alors que les canards à cerveau lésé se comportent à peu près exactement comme les canards normaux. Il en est qui ne voient pas à droite ou à gauche, par suite de l'étendue de la lésion, quand elle a porté sur tel ou tel lobe optique ; mais cette privation de la vue n'exerce pas d'influence bien manifeste sur leurs allures, ou tout au moins on peut facilement distinguer les troubles dus à l'absence de vision de tel ou côté.

Un observateur, même très perspicace, ne saurait d'abord discerner un canard au cerveau détruit partiellement d'un canard au cerveau normal. Les deux animaux ont absolument les mêmes allures : c'est la même manière de marcher, de crier, de manger; c'est le même degré de timidité ou de sauvagerie (quoique, dans les premiers jours qui suivent l'opé-

ration, les canards opérés soient un peu plus farouches que les autres) — mêmes gestes pour lisser leurs plumes, se mettre à l'eau, se réunir à leurs camarades, s'enfuir bruyamment quand on arrive, se défendre contre le chien, etc. Bref, nulle différence appréciable.

A un examen plus attentif il y a cependant une toute minime différence, qui m'a paru très constante. Quelque faible qu'elle soit, elle me semble devoir être mentionnée, d'autant plus qu'elle a un certain intérêt psychologique.

Quand on poursuit un canard dans une pièce close, et qu'on lui coupe la retraite pour le prendre en le pressant à droite et à gauche, il arrive un moment où il est acculé à un des angles de la pièce; alors, ainsi cerné, il cherche à fuir en passant soit à gauche, soit à droite, selon qu'il espère trouver çà ou là une issue.

C'est ainsi que se comporte un canard normal; mais un canard à cerveau lésé ne se dirige pas aussi habilement. Quand on le cerne dans un coin, il va droit au mur, et, très effrayé, — plus effrayé peut-être qu'un canard normal, — il ne songe pas à s'enfuir à droite ou à gauche. Il n'est plus assez intelligent pour cela; il n'ose pas quitter la place où il est, et reste, le bec au mur, sans chercher une évasion. Souvent, quand il est ainsi poussé en avant, au lieu de prendre les voies latérales et de passer à droite où à gauche, il va droit devant lui, se heurtant presque contre le mur (quoiqu'il le voie fort bien et qu'il évite les obstacles) et reste là sans penser à s'évader latéralement.

C'est là, je le répète, la seule caractéristique du canard opéré. Et encore j'exagère plutôt, dans la description que je viens de donner, les différences qui séparent un canard opéré d'un canard sain.

Il me semble que cette manière de s'enfuir constitue une des seules preuves d'intelligence que puisse donner un canard.

En effet, presque tous les actes des canards sont automatiques pour ainsi dire, régis par la structure de leurs centres

nerveux. Leurs gestes, leurs cris, leurs émotions, leurs attitudes ont le caractère de la fatalité organique et n'impliquent ni mémoire, ni choix, ni jugement. Si quelque part, dans la sphère d'activité intellectuelle du canard, il y a place pour une détermination avec jugement, c'est bien lorsqu'il est cerné dans l'angle d'une chambre et qu'il s'agit de s'enfuir. On l'excite, et instinctivement il s'enfuit; mais une fois qu'il s'est enfui, le fait de discerner l'endroit le plus favorable à sa fuite, de ruser pour échapper à la poursuite dont il est l'objet, cela n'est plus un acte instinctif : il y a un certain choix dans le moyen de fuir qui n'est plus du tout de l'automatisme.

Ainsi il semble que la destruction d'une partie des hémisphères cérébraux entraîne une diminution des fonctions intellectuelles; cependant, dans l'existence des oiseaux, la part des fonctions intellectuelles est extrêmement faible, presque nulle pour ainsi dire. Tous leurs actes, ou à peu près tous leurs actes, sont probablement automatiques, de sorte qu'il reste très peu de chose à la décision intelligente, individuelle. Or, c'est la protubérance, avec le bulbe rachidien d'une part, et, d'autre part, les ganglions opto-striés, qui régissent les attitudes, les gestes, les actes automatiques, tandis que, selon toute vraisemblance, les fonctions intelligentes sont dévolues à la couche corticale des hémisphères. De là résulte l'inefficacité d'une destruction étendue des hémisphères qui laisse persister toutes les fonctions automatiques, et qui, par conséquent, modifie à peine les allures générales d'un canard, quelque soin qu'on mette à chercher une différenciation quelconque.

Cette inutilité relative du cerveau ne s'applique évidemment qu'aux êtres inférieurs; et ce serait une grave erreur que de vouloir conclure qu'il en serait de même chez des animaux plus intelligents.

V

CÉCITÉ PSYCHIQUE EXPÉRIMENTALE

CHEZ LE CHIEN, AVEC AUTOPSIES

Par M. Charles Richet.

Depuis les célèbres expériences de Munck, on sait que, par l'ablation de certaines parties du cerveau, on peut produire la cécité psychique. Dans deux cas de ce genre, par suite de circonstances heureuses, la lésion a pu être déterminée avec quelque précision.

La chienne qui a servi à la première expérience a été présentée au Congrès de psychologie, en août 1889. Elle avait été opérée en deux temps. La première fois, au mois de février, à droite; la seconde fois, au mois de mai, à gauche. Je n'insiste pas sur l'opération même, attendu qu'on ne sait jamais exactement ce qu'on fait, et surtout parce que l'inflammation qui suit le traumatisme altère encore l'écorce cérébrale, et produit des troubles plus étendus que la dilacération même[1]. D'ailleurs l'autopsie consécutive fournit des données exactes sur le siège de la lésion.

1. Cependant, quelque habitude qu'on ait de ces opérations, on fait toujours des lésions moins étendues qu'on ne l'a supposé pendant l'opération même.

Quand l'animal a été rétabli du traumatisme opératoire, et alors que toute suppuration avait disparu, voici quels phénomènes il présentait.

Au point de vue moteur, quelques légers troubles du mouvement, bien conformes à la description classique; c'est-à-dire une sorte d'anesthésie musculaire, avec impossibilité de se servir avec adresse de la patte droite. Il n'y avait de troubles moteurs qu'à droite. Souvent la patte antérieure droite restait demi-étendue, et, dans la marche ou la course de l'animal, elle était projetée en avant avec une sorte de raideur anormale. Mais c'était peu de chose, et à peu près impossible à apprécier pour un observateur non prévenu.

Les troubles intellectuels étaient bien curieux et se rapprochaient, à certains égards, de ceux que M. Goltz et plus tard M. Lœw ont signalés. Notre animal témoignait pour toutes choses une assez grande indifférence. En général, elle n'était pas de naturel trop agressif; grognant, comme les autres animaux de son espèce, quand un chien s'approchait de sa niche, et ne cherchant jamais à mordre les hommes. Au mois d'août, elle a été en chaleur, mais elle ne s'est pas laissé couvrir.

Ce qui la caractérisait, c'était une agitation incessante. Il nous a été impossible de prendre sa photographie, tellement elle était toujours en mouvement. Dès qu'on pénétrait dans le chenil, aussitôt elle poussait des aboiements répétés, incessants, assourdissants, se démenant avec violence. Même lorsqu'on n'entrait pas au chenil, elle était toujours en éveil, agitée et inquiète.

C'est surtout son goût pour la chasse qui était devenu irrésistible. Dès qu'elle sentait l'odeur des lapins, elle devenait comme affolée, furieuse, se précipitant vers cette odeur, et tirant sur sa chaîne avec une telle force qu'elle s'étranglait à demi. Je ne crois pas qu'on puisse souvent voir des chiens animés d'une si grande passion. Alors elle n'écoutait plus rien, et c'était un curieux spectacle que cette extraordinaire ardeur.

Les troubles sensoriels surtout étaient remarquables.

Du côté du toucher et de la sensibilité cutanée, rien de bien appréciable. De même pour l'ouïe; elle entendait parfaitement; elle savait même distinguer d'où venait le son. Quand elle était dans le chenil, si on l'appelait en se mettant à la fenêtre, elle levait la tête et dirigeait les yeux du côté d'où partait le son. Si l'on jetait un objet par terre, elle se tournait du côté où elle jugeait le bruit.

Au contraire, des troubles visuels considérables ont pu être constatés. Je ne parle pas de ceux qu'on a observés immédiatement après l'opération, mais bien de ceux qu'on a constatés longtemps après, et qui se sont maintenus presque sans changement pendant un intervalle de neuf mois.

Les mouvements de l'iris étaient conservés, mouvements réflexes sous l'influence de la lumière. L'iris était, il est vrai, un peu plus dilaté que chez les autres chiens. Mais, quand on éclairait la rétine, il se contractait très bien. Cette dilatation de la pupille donnait, au regard de notre chienne, un aspect un peu hagard, d'autant plus qu'elle ne fixait pour ainsi dire jamais aucun objet avec ses deux yeux.

Elle se dirigeait bien, et ne se heurtait pas contre les obstacles mis sur son passage. Probablement elle était un peu moins adroite que les autres chiens à se guider dans une pièce encombrée de chaises et d'obstacles. Mais c'était fort peu de chose, et, par une porte entre-bâillée, elle savait passer sans se heurter, contourner des chaises et se conduire sans heurt.

Elle voyait les objets en tant qu'obstacles; mais elle ne reconnaissait pas leur nature.

En effet, quand on lui présentait un lapin, aussitôt elle devenait furieuse, et cherchait à se précipiter sur lui : mais elle ne pouvait pas le voir, et c'est par l'odorat uniquement qu'elle guidait ses mouvements. On mettait un lapin sur une table, de manière qu'elle pût bien le voir. Alors elle cherchait de tous côtés, flairant avec une ardeur prodigieuse,

à droite et à gauche, ne voyant pas cependant ce lapin qui *lui crevait les yeux* (pour se servir d'une expression vulgaire, mais qui rend parfaitement la scène). Si l'on tenait ce lapin à la main, elle sautait sur cette proie, ou au moins essayait de sauter, mais le plus souvent manquait son coup; car elle ne sautait que guidée par l'odorat, lequel est insuffisant à donner une localisation *exacte* de l'endroit où se trouve une proie.

Puis, si l'on enlevait le lapin, elle continuait à sauter vers le même point, comme si le lapin était resté à la même place.

En général, quand on menace un chien avec un bâton, il cligne des yeux, se cache, a peur, et cherche à s'enfuir. Mais, chez elle, rien de semblable. On ne parvenait pas à l'effrayer avec un bâton, et on ne déterminait ni frayeur, ni fuite, ni clignement. Chez aucun chien adulte normal, cette réaction psychique ne fait défaut. Il est donc très important de constater son absence. Cela indique nettement la cécité psychique, comme d'ailleurs Munk l'a établi il y a longtemps.

Ces expériences, répétées un grand nombre de fois, et devant les personnes qui venaient au laboratoire de physiologie de la Faculté, ont toujours donné le même résultat. Il suffisait de quelques minutes d'examen pour se convaincre absolument que notre chienne avait des excitations visuelles qui ne pouvaient se transformer en perceptions intelligentes.

Alors nous la sacrifiâmes, pour que l'autopsie nous permît de préciser les points du cerveau lésés.

Elle fut tuée par l'injection d'une faible dose de cocaïne. En effet, chez les chiens qui ont une lésion cérébrale, la cocaïne, à dose même très faible, produit des désordres graves et curieux, sur lesquels nous n'avons pas à insister ici et que nous nous contentons de mentionner pour mémoire.

L'autopsie nous a donné les résultats suivants.

Nous trouvâmes, à gauche, une lésion très étendue, ayant détruit, sur une surface de 4 à 5 centimètres carrés, la superficie circonvolutionnaire. La circonvolution du gyrus sigmoïde

est fortement atteinte et détruite, si bien que la partie antérieure persiste seule et est seule intacte. Le pli courbe de ce même côté est atteint légèrement, mais assez toutefois pour que toute sa partie antérieure soit détruite, tandis que la partie postérieure est intacte.

A droite la lésion a porté beaucoup plus en arrière, et elle est en même temps plus profonde. La zone motrice est totalement indemne. Le tiers postérieur des trois circonvolutions parallèles est détruit, il en est de même d'une partie du pli courbe qui est lésé en sa partie supérieure.

Des deux côtés, par conséquent, les lésions ont eu lieu sur des zones différentes. Une seule zone est atteinte des deux côtés à la fois, c'est la partie supérieure du lobule du pli courbe.

Or, étant donnés les troubles psychiques, sensoriels, observés des deux côtés, il est intéressant de constater par ce procédé de deux lésions importantes, mais présentant un seul point commun, la localisation de ce centre visuel.

Voici le récit succinct de l'autre cas de cécité psychique expérimentale chez le chien.

Il s'agit d'un chien mâtiné à longs poils, qui a subi deux opérations : la première dans les premiers jours de novembre 1891 ; la seconde, le 10 janvier 1892.

Après la première opération, que j'ai faite avec M. Langlois, il avait perdu manifestement, du côté opposé à la lésion, la notion de la frayeur (réflexe psychique simple), déterminée par l'approche d'un objet menaçant. Mais l'étude méthodique des phénomènes psychiques, après une lésion unilatérale, est très difficile, vu qu'on ne peut guère décider un chien à garder un bandeau sur un de ses yeux ; et, d'autre part, à cause de l'entre-croisement incomplet des nerfs optiques ; il y a toujours, même après ablation d'une sphère cérébrale visuelle, conservation partielle de la vue dans l'œil du côté opposé.

Après la seconde opération, ce chien (Tom) parut complè-

tement aveugle. Peu à peu, quelques phénomènes de cécité se dissipèrent, mais il en resta d'autres qui méritent une discussion tant soit peu approfondie, d'autant plus que, tous les symptômes inflammatoires ayant disparu, nous avons eu un état stable qui ne s'est guère modifié depuis quinze jours environ. On ne peut donc supposer qu'il s'agit de troubles dus à des hémorrhagies ou des abcès, ou des compressions cérébrales. Aujourd'hui il est tout à fait bien portant.

Un premier point à constater, c'est que Tom n'est pas aveugle. L'iris est contractile par voie réflexe; mais il y a plus : l'animal voit ; et voit assez pour se diriger dans une salle encombrée d'objets, sans se heurter. Il se heurte quelquefois quand il va très vite, mais cela est assez rare ; on le voit passer entre deux chaises voisines, juste dans l'espace libre, se glisser à travers une porte entre-bâillée, reconnaître une table sur laquelle il dirige ses regards, et une première observation ferait dire qu'il n'a absolument aucune lésion visuelle.

Ainsi, il voit les objets qui sont devant lui, et il s'en détourne.

Mais il ne *comprend pas la nature* des objets qui sont devant lui ; et, suivant la formule que j'ai employée plus haut, il voit les objets en tant *qu'obstacles ;* mais il ne les voit que *comme des obstacles.*

Ainsi, quand on met un lapin devant lui, il ne le voit pas.

Rien n'est plus étrange que le spectacle de ce chien qui cherche ardemment à saisir ce lapin qu'il sent, et qu'il ne peut pas voir, quoiqu'il lui *crève les yeux*, suivant l'expression vulgaire. Il passe à travers deux chaises voisines pour le prendre, mais il ne le voit pas, de sorte qu'un lapin, même peu agile, lui échappe toujours, même dans une pièce nue ; car il ne le retrouve pas, dès qu'il en a perdu la piste, même quand le lapin est à 2 mètres de lui, ou à un demi-mètre.

Quelquefois, si on porte le lapin au-dessus du sol, en le lui mettant sous le nez, puis en le retirant, Tom essaye de le

happer à l'endroit où il était; mais, après quelques efforts infructueux, il y renonce, fixant dans le vide un œil hagard pour chercher à distinguer un lapin imaginaire, dont il sent la présence, alors que le vrai lapin est tout près de lui.

Tom ne reconnaît les personnes qu'à l'odorat. Si on l'appelle, il cherche à venir, se dirige (assez mal) du côté de la

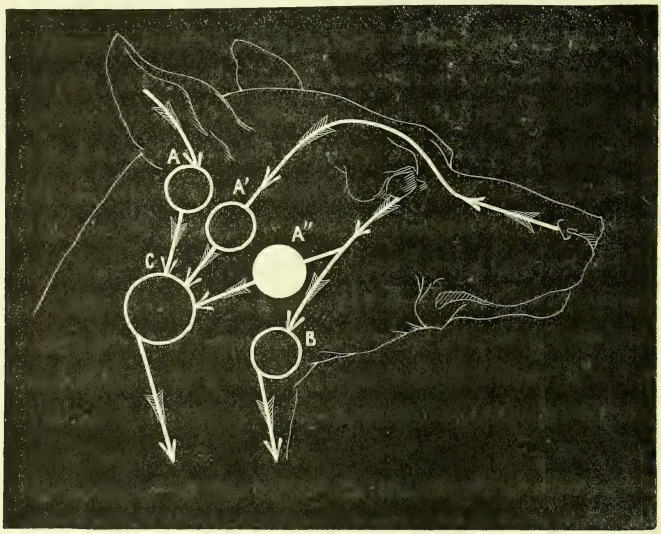

Fig. 57. — Schéma de la cécité psychique chez le chien.

A, centre auditif des images; A', centre olfactif; A'', centre visuel. Les excitations ont alors à un centre moteur C, qui détermine des mouvements généraux fonctionnels. L'excitation visuelle peut provoquer des réflexes psychiques compliqués A''C, ou des réflexes psychiques simples, comme le fait de se détourner d'un objet qui fait obstacle (B). Dans le cas de Tom, le centre visuel des images (A'') est détruit, à droite et à gauche; de sorte que le réflexe psychique A''C est le seul qui ne se produise pas. Le réflexe psychique visuel élémentaire de détournement, A, continue à se produire.

voix qui l'appelle; et, quand il a senti la personne qui l'a appelé, remue la queue en signe de joie; mais la vue ne lui a rien fait éprouver.

On peut le menacer avec un bâton; il ne se détourne pas.

D'ailleurs, il n'a pas de troubles moteurs, sauf un très léger défaut de sensibilité musculaire à droite, presque inappréciable. Point de troubles intellectuels, sinon peut-être un manque de *sens moral* qui se traduit chez lui par ce fait qu'il

mange du chien. On sait, qu'à l'état normal, jamais un chien ne mange un autre chien. M. Langlois et moi nous avions déjà constaté pareille anomalie chez un chien ayant subi des lésions cérébrales. Il paraît, d'ailleurs, aussi intelligent qu'avant l'opération, quoique son intelligence soit, dans l'ensemble, assez médiocre.

En somme Tom et Miss, à peu de chose près, offraient exactement les mêmes symptômes.

Pour expliquer les troubles psychiques qui se produisent, j'aurai recours au schéma suivant.

Supposons que la vue, l'ouïe et l'odorat provoquent une perception sensitive, une image, comme on dit, qui agisse directement sur un centre moteur ; par exemple, dans le cas d'un lapin présenté au chien, sur l'appétition. Si Tom voit, flaire, ou entend le lapin, aussitôt, guidé et excité par l'image sensitive qui se grave dans son cerveau, il se précipite sur le lapin ; mais, dans le cas actuel, chez Tom, l'image visuelle ne se produit pas ; il y a conservation de l'appétition ; mais l'image visuelle qui la provoque est abolie, alors que l'image olfactive et l'image auditive ont conservé leur intégrité.

Cependant les images visuelles ne sont pas tout à fait abolies ; les images qui provoquent des sentiments, des émotions, n'ont plus de substratum anatomique ; mais certains phénomènes simples de la vision sont conservés, comme, par exemple, l'image qui conduit l'animal à se détourner.

On peut supposer que, dans le cas d'un objet extérieur, l'excitation optique suit deux voies : une voie compliquée, par l'encéphale, pour provoquer une émotion ; une voie plus simple, par les centres ganglionnaires cérébraux, pour aboutir à un mouvement de recul et au fait de se détourner.

Se détourner d'un obstacle, c'est un réflexe psychique très simple, qui n'exige probablement pas l'intégrité de l'écorce cérébrale, tandis que le fait d'être ému par un lapin ou par un bâton menaçant suppose une conduction dans l'écorce cérébrale, très compliquée.

Au moment où je me proposais de montrer de nouveau ce chien à mes confrères de la Société de biologie, il a été pris brusquement de phénomènes épileptiformes, et, au bout de vingt-quatre heures, il succombait.

L'autopsie n'a pas pu montrer la cause de cette épilepsie, d'origine évidemment corticale, mais le siège des lésions a pu être déterminé avec précision.

A droite et à gauche les lésions sont quelque peu dissemblables ; mais dans une région limitée elles sont bilatérales, de sorte que c'est ce point qui est probablement le siège même de la perception visuelle, puisqu'il faut, pour amener la cécité psychique complète, une lésion bilatérale.

Si nous adoptons la nomenclature des zoologistes nous voyons que le pli courbe ou *gyrus sylviacus* est entouré d'une circonvolution *gyrus ectosylviacus* que l'on peut diviser en trois parties : postérieure, moyenne (ou supérieure) et antérieure. Or, en cherchant quelles sont les lésions qui se trouvent dans les deux hémisphères, on constate que c'est la partie moyenne du gyrus ectosylviacus qui se trouve seule détruite à droite et à gauche, entamant légèrement la partie tout à fait supérieure du pli courbe.

Ces résultats concordent assez bien avec l'autopsie de Miss.

1. Ellenbeyer et Baum. *Anatomie des Hundes*, 1891, p. 493, fig. 173 et 174.

VI

DE LA

SENSIBILITÉ MUSCULAIRE DE LA RESPIRATION

Par MM. P. Langlois et Charles Richet.

On a étudié avec beaucoup de soin diverses sensibilités musculaires. Mais on n'a pas, pensons-nous, examiné quelle est la délicatesse du sens musculaire pour les efforts expiratoires.

On sait qu'à l'état normal la respiration se fait par un effort inspiratoire. Quand l'inspiration est terminée, grâce à l'élasticité pulmonaire, le poumon revient sur lui-même naturellement, et le thorax reprend sa position primitive de repos, intermédiaire entre une expiration et une inspiration. Il n'y a d'effort que dans l'inspiration. L'expiration est un phénomène exclusivement mécanique, et, dans la respiration calme, normale, aucun effort musculaire ou volontaire n'intervient pour la produire.

C'est ainsi que les choses se passent, s'il n'y a aucune pression à vaincre, soit à l'expiration, soit à l'inspiration (ce qui est l'état normal) : mais, si, dans un but expérimental, on place un obstacle au courant d'air inspiré ou au courant d'air expiré, en mettant, par exemple, une soupape de Müller con-

tenant une certaine colonne de mercure dans l'une et l'autre branche de la soupape, alors l'expiration ne peut plus être passive : et il faut un effort musculaire *actif* pour chasser l'air contenu dans les poumons. En effet, l'élasticité pulmonaire, qui suffit absolument à l'expulsion de l'air, s'il n'y a pas d'obstacle à franchir, est tout à fait insuffisante à vaincre la hauteur d'une colonne de mercure très minime, fût-elle même de 1 millimètre.

A l'état normal de liberté des voies aériennes, l'expiration est donc passive ; mais l'inspiration, qui amène une dilatation forcée de la cage thoracique, n'est jamais passive. Elle est active. Il est vrai que cette activité n'est pas volontaire, mais automatique : c'est-à-dire que nous respirons sans y penser et sans vouloir respirer. Le bulbe qui commande les mouvements respiratoires intervient en dehors de la volonté et de l'attention. Par conséquent, quand on respire à l'air libre, nul effort volontaire n'est nécessaire. Mais, quand il y a une pression à vaincre pour l'expiration ou pour l'inspiration, il faut un effort de volonté. Nous avons cherché avec quelle précision la conscience peut apprécier cet effort.

Or nous avons constaté que, pour percevoir des différences de pression très faibles, bien plus faibles que nous ne l'avions supposé *a priori*, il suffit d'augmenter ou de diminuer d'un centimètre d'eau, c'est-à-dire d'un millimètre de mercure, la colonne liquide de l'expiration. Alors on s'aperçoit aussitôt du changement qui s'est produit ; et on ne se trompe pas, pour peu que l'on fasse attention, et qu'on ne soit ni troublé ni distrait.

Lorsque la pression totale d'eau est très faible, on est capable de distinguer des différences de pressions plus faibles qu'un centimètre d'eau. Mais, en général, si la pression varie de moins d'un centimètre d'eau, on se trompe à peu près aussi souvent qu'on dit juste.

Naturellement, il y a des différences individuelles notables, et l'éducation et l'habitude finissent par augmenter la finesse

de ce sens musculaire spécial. Mais on peut apprécier, en moyenne, une différence d'un centimètre d'eau de pression[1].

Si faible que paraisse ce chiffre d'un centimètre d'eau, il est encore assez fort, relativement à la force totale de l'effort expiratoire. En effet, si l'on essaie d'expirer à travers une colonne de mercure dont la hauteur va en croissant, on arrive bien vite à une limite qu'on ne peut franchir. Des chiffres absolus ne peuvent être donnés par suite des écarts individuels considérables. Mais en général, quand on arrive à 8 centimètres de mercure, il faut un effort énergique pour franchir cette pression. A 10 centimètres de mercure, quelques personnes ne peuvent plus surmonter la résistance de la colonne liquide, et enfin il y a peu de personnes qui puissent dépasser une hauteur de 12 centimètres.

Si donc nous admettons le chiffre de 15 centimètres de mercure comme représentant le maximum de l'effort musculaire expiratoire, on voit que la sensibilité, s'exerçant sur un millimètre et demi, porte sur un centième de l'effort total.

Or ce chiffre d'un centième est assez peu considérable, si l'on compare l'effort des muscles de l'expiration aux autres muscles de la vie animale.

Par exemple, nous pouvons soulever avec nos bras un poids de 25 kilogrammes, et même beaucoup plus; et cependant nous sommes en état de distinguer très nettement un poids de 50 grammes d'un poids de 100 grammes. Avec de l'exercice, on arrive sans peine à distinguer une augmentation ou une diminution de poids de 10 grammes. Or le rapport de 10 à 25 000 est bien différent du rapport de 1 à 100, comme dans le cas de la sensibilité du sens musculaire de l'expiration comparée à la force absolue des muscles expiratoires.

Nous proposerions d'appeler ce rapport *coefficient de sensibilité musculaire;* ce serait la relation qui unit la sensibilité

1. Pour ne *jamais* commettre d'erreur et pour être absolument sûr de ne pas se tromper, il faut que la pression varie de 3 centimètres d'eau au moins. Alors nulle erreur possible.

musculaire avec la force musculaire absolue. On voit que ce coefficient est de 100 pour l'expiration et de 2 500 pour les muscles du tronc et du bras.

Autrement dit, soit p le poids que notre sensibilité musculaire peut reconnaître, P, le poids maximum que nous pouvons soulever; $\frac{P}{p}$ sera le coefficient de la sensibilité musculaire.

Nos recherches ont porté aussi sur l'action que le chloral et le chloroforme exercent sur l'acte respiratoire volontaire.

On sait qu'à une certaine dose le chloral abolit absolument les actes volontaires, les phénomènes de conscience et les actes réflexes; cependant la respiration continue alors, très régulière et rythmique : elle est faible, mais suffisant à l'échange chimique très peu intense qui se fait alors dans les tissus. En un mot, l'animal cesse d'avoir une respiration de luxe, et ne garde que sa ventilation nécessaire.

Que devient cette respiration automatique, si l'on interpose à l'expiration et à l'inspiration une colonne de mercure d'une certaine hauteur? Eh bien, l'inspiration peut continuer : mais l'expiration est très profondément modifiée, si bien qu'un chien chloralisé ne peut expirer dès que la hauteur du mercure atteint seulement un demi-centimètre.

Il se fait donc là une dissociation intéressante des phénomènes volontaires et des phénomènes automatiques. La volonté est paralysée par le chloral : mais l'automatisme du bulbe persiste. Alors l'inspiration, qui est automatique, n'est pas modifiée, tandis que l'expiration, qui devient volontaire, dès qu'il y a une résistance extérieure, est supprimée par le chloral. Si un animal chloralisé peut expirer, c'est à cause de l'élasticité pulmonaire ; mais aucun effort volontaire n'intervient, de sorte qu'il suffit d'une faible pression pour empêcher l'expiration et amener l'asphyxie. Au contraire, l'inspiration, qui est d'origine automatique, est bien moins modifiée par le chloral.

VII

DURÉE

DES PHÉNOMÈNES RÉFLEXES DANS L'ANÉMIE

CHEZ LES ANIMAUX A SANG FROID

Par M. Charles Richet.

Quelques expériences ont été faites sur la durée des phénomènes réflexes chez les animaux à sang froid, alors que le cœur a été enlevé.

MM. Ringer et Murrell[1] ont trouvé qu'après la ligature de l'aorte sur des grenouilles, ligature qui entraîne l'anémie générale, et après l'ablation du cœur, l'action réflexe diminue très rapidement, au bout de quelques minutes, et que l'abolition de toute fonction nerveuse, réflexe ou volontaire, survient après un temps variable, soit, suivant la saison, 28, 27, 46, 42, 59, 74, 100 minutes.

M. Anrep[2] a répété ces expériences et les a confirmées. Mais il n'a pas pris soin de noter exactement la température des animaux en expérience.

1. « Action of potash salts » (*Journal of physiology*, t. I, p. 72).
2. « Aortenunterbindung beim Frosch » (*Centralblatt für med. Wiss.*, 1879, p. 915).

Sur les grenouilles, j'ai cherché à voir quelle était la persistance des réflexes après l'anémie, suivant la température. J'ai vu, comme MM. Ringer et Murrell, que l'ablation du cœur, avec une hémorrhagie abondante, ne faisait pas grande différence avec la ligature du cœur.

Température. — degrés.	Durée des réflexes. —	
12	plus de 180 minutes.	Cœur lié.
12	— 180 —	—
17	86 —	Cœur coupé.
17	80 —	Cœur lié.
17	75 —	Cœur coupé.
19	87 —	Cœur arrêté par l'ac. sulfurique.
19	85 —	Cœur lié.
19	78 —	Cœur coupé.
19	75 —	—
24	22 —	Cœur arrêté par l'ac. sulfurique.
25	42 —	Cœur coupé.
27	27 —	Cœur lié.
27	12 —	Cœur coupé.

Moy. : 80 minutes.

J'ai voulu aussi faire cette expérience sur les poissons.

Pour faire cette constatation, j'ai considéré comme le moment de la mort définitive du système nerveux le moment où il n'y a plus de phénomènes réflexes. Chez les poissons, c'est l'extrémité de la queue qui est la partie la plus sensible aux réflexes. Quand le contact de la queue ne donne plus de mouvements réflexes, l'on peut regarder le système nerveux de l'animal comme définitivement mort.

Voici dans quel ordre se succèdent les phénomènes : il y a d'abord une série de respirations régulières; puis les respirations cessent; plus tard, il y a des respirations irrégulières, agoniques, séparées par un long intervalle; puis l'animal se débat violemment. Après ces sortes de convulsions, toute respiration spontanée, tout mouvement spontané cessent; mais les réflexes persistent encore quelque temps; les respi-

rations réflexes durant plus longtemps que les respirations spontanées; les mouvements réflexes durant aussi plus longtemps que les mouvements spontanés.

Cependant, dans quelques cas, l'ordre d'apparition des phénomènes n'est pas aussi régulier.

Voici les chiffres, évalués en secondes, et qui expriment la durée du temps pendant lequel ont persisté les phénomènes réflexes après l'ablation du cœur :

	degrés.	secondes.
Girelle (*Julis vulgaris*)	15,5	540
—	15,5	510
—	16	540
—	17	300
—	19,5	315
—	27	175
Serran (*Serranus cabrilla*)	15,5	660
—	19	510
—	20	495
Roquier (*Crenolabrus mediterraneus*)	15,5	710
—	19,5	285
Roussette (*Scyllium catulus*)	17,5	7800

Il résulte de ces chiffres que la température exerce une énorme influence sur la vie des éléments nerveux. Si, chez les vertébrés à sang chaud, l'ablation du cœur et l'anémie totale de la moelle entraînent immédiatement la suppression de toute fonction nerveuse, réflexe ou spontanée, c'est principalement à la température élevée que cette mort rapide est due. Je rappellerai que, dans des expériences faites avec M. Rondeau, nous avons vu, chez des lapins refroidis à 20°, les phénomènes réflexes persister une demi-heure après l'ablation du cœur.

Mais la température n'est pas tout : il y a certainement un autre élément, qui est la vitalité propre du tissu. Cette vitalité est extrêmement variable suivant l'espèce animale qu'on étudie. Elle est plus grande chez les squales que chez les grenouilles, plus grande chez les grenouilles que chez la plupart des poissons.

Un point important à noter, c'est qu'il n'y a aucune relation à établir entre la classification zoologique et la fonction physiologique. Les poissons, les reptiles, les batraciens ne se comportent pas d'une manière uniforme; et c'est peut-être dans la classe des poissons qu'on trouverait à la fois la persistance la plus grande et la persistance la plus courte dans la durée des réflexes après l'arrêt du cœur.

VIII

DEUX EXPÉRIENCES D'INHIBITION

SUR LA GRENOUILLE

ET QUELQUES AUTRES FAITS RELATIFS A L'INHIBITION

Par M. Charles Richet.

Voici une expérience qui peut servir à l'histoire de l'inhibition, et qui en outre a cet avantage de pouvoir être facilement répétée comme expérience de cours.

Si l'on prend une grosse grenouille verte bien vivace — l'expérience réussit d'autant mieux que la température extérieure est plus élevée, — et qu'on lui injecte sous la peau du dos une petite quantité d'une solution concentrée de sel marin, on verra la série suivante de phénomènes :

1° Pendant une, ou deux, ou trois secondes, agitation extrême de l'animal, qui saute énergiquement d'un seul bond ;

2° Mouvements défensifs : la grenouille cherche à porter ses bras au-dessus du dos ; elle ploie la tête en avant. Cet état dure quatre à dix secondes environ, rarement plus ;

3° Résolution complète : il n'y a plus de mouvement respiratoire ; plus de mouvement volontaire. Les réflexes de-

viennent de plus en plus rares; finalement ils disparaissent. L'inertie est absolue. Le cœur bat avec force, mais lenteur. Si l'on place la grenouille dans l'eau, elle tombe au fond sans chercher à s'enfuir ou à nager. Cet état d'inertie et de résolution, qui commence environ un quart de minute après l'injection de sel, dure environ trois ou six minutes;

4° Au bout de ce temps, brusquement, sans transition, la grenouille revient à l'état normal; parfois elle s'arrête comme épuisée, mais le plus souvent elle a repris définitivement l'intégrité de ses fonctions, et l'on ne saurait la distinguer d'une grenouille normale.

Il va sans dire que le lendemain et les jours suivants les grenouilles ainsi opérées sont parfaitement vivantes et en bon état.

Pour que l'expérience réussisse bien, il faut que la solution soit concentrée, et de plus que l'injection soit faite avec une certaine force, de manière à passer dans le tissu cellulaire dorsal, pénétrant ainsi jusqu'à la peau de la région céphalique.

La quantité de sel injecté ainsi à une grenouille de 50 grammes est d'environ 6 centigrammes : il suffit d'un sixième de centimètre cube de la solution saline pour obtenir ces résultats d'inhibition.

Peut-on expliquer par l'absorption du sel les effets obtenus? Cela me paraît impossible; il faudrait en effet admettre que l'absorption et l'élimination ne durent alors que trois minutes en tout. Quelle est la substance qui pourrait avoir des effets aussi rapides et aussi passagers? Ensuite la dose est assez faible, répondant pour un homme de taille moyenne à 72 grammes de sel, dose qui évidemment ne serait pas très toxique; et enfin l'invasion brusque et la disparition brusque des phénomènes qu'on observe, indiquent que c'est un phénomène dynamique, et non un phénomène chimique.

Avec le chlorure de potassium, avec l'essence de térébenthine, avec l'acide sulfurique dilué, on voit les mêmes actions

d'arrêt se manifester. Mais dans ces divers cas l'expérience est beaucoup moins nette, car il s'agit là de substances toxiques, alors que le chlorure de sodium est peut-être, de toutes les substances minérales connues, la moins offensive.

Il me paraît donc certain qu'il y a là un arrêt des phénomènes nerveux, arrêt consécutif à l'excitation violente des nerfs sensitifs rachidiens. Cette excitation transmise à la moelle arrête la fonction nerveuse, et fait qu'alors il n'y a plus ni mouvement réflexe ni mouvement volontaire.

Je rapprocherai ces faits d'une autre expérience que j'ai mentionnée ailleurs [1]. Si une grenouille est fixée sur une planchette et se débat vivement, dès qu'on excite par un courant électrique la membrane interdigitale, aussitôt toute l'agitation cesse, et, pendant tout le temps que passe l'électricité, la grenouille reste parfaitement calme ; mais ce relâchement n'est qu'un phénomène d'inhibition ou d'épuisement nerveux. Dès que l'excitation cesse, aussitôt reparaissent les mouvements de défense et les efforts de fuite.

Dans ces deux expériences, il s'agit toujours du même phénomène : une excitation forte, — soit électrique, soit chimique, — qui provoque l'arrêt des actions nerveuses réflexes et volontaires.

Chez certains poissons de mer, et en particulier chez les *girelles* (*Julis vulgaris*), qui abondent sur les rivages de la Méditerranée, on peut faire aussi une expérience intéressante. Que l'on prenne une des lèvres de ce petit poisson dans les mors d'une forte pince, et l'animal, après s'être énergiquement débattu pendant la première seconde, reste ensuite tout à fait immobile, sans respirer, sans se débattre, sans remuer la queue. Dès que la pression cesse, alors aussitôt l'animal semble revenir à la vie et reprend toute sa spontanéité.

1. *Physiologie générale des muscles et des nerfs*, p. 828.

Il y a donc, chez le poisson, comme chez la grenouille, arrêt des phénomènes nerveux sous l'influence d'une excitation forte du système sensitif.

Ce ne sont pas seulement les excitations fortes qui ont ce pouvoir : les excitations faibles agissent de même. Une grenouille, tenue dans la main pendant quelque temps, reste immobile, relâchée, sans spontanéité ni activité.

Un lapin, mis sur une table, si on le tient quelques instants immobile, et si l'on appuie légèrement sur l'abdomen, ne fait plus de mouvements, et, quoique sa respiration soit précipitée et anhélante, il reste plusieurs minutes sans bouger, insensible en apparence à toutes les excitations du dehors.

En somme, les divers faits d'hypnotisme ne sont que des faits d'inhibition. Sur des individus *magnétisés*, le souffle agit très efficacement pour les éveiller; chez les individus magnétisables, il est efficace pour provoquer le sommeil. C'est là une excitation bien faible : cependant elle peut déterminer l'inhibition de certaines fonctions psychiques, comme la conscience et la spontanéité.

Il semble en effet que les phénomènes du somnambulisme soient, dans l'ensemble, analogues aux faits d'inhibition qui existent chez les animaux.

IX

RECHERCHES DE CALORIMÉTRIE

Par M. Ch. Richet.

I

Historique.

C'est Lavoisier, le fondateur de la Chimie et presque de la Physiologie, qui, le premier, a déterminé la quantité de chaleur dégagée par un animal vivant. L'expérience qu'il a instituée fait époque dans la science[1].

Lavoisier et Laplace mirent un cochon d'Inde dans une enceinte remplie de glace. Puis, connaissant et la chaleur de fusion de la glace, et la quantité de glace fondue par l'animal, ils en déduisirent la quantité de chaleur cédée par l'animal pour fondre cette glace.

Ils trouvèrent ainsi que la chaleur produite par un cochon d'Inde, durant dix heures, représente la fusion de 13 onces (397^{gr},8) de glace; mais ce chiffre, disent-ils, est trop fort, « parce que les extrémités du corps de l'animal se sont re-

1. Lavoisier et Laplace, « Mémoire sur la chaleur », dans *Mém. de l'Acad. des sc.*, 1780, p. 355, et *Œuvres complètes de Lavoisier*, t. II, p. 283 et suiv.

froidies dans la machine, et les humeurs que la chaleur a évaporées ont fondu, en se refroidissant, une petite quantité de glace et se sont réunies à l'eau qui s'est écoulée de la machine ». Il faut donc diminuer de 2 onces et demie ($75^{gr},10$) environ le chiffre trouvé; ce qui ramène à $322^{gr},7$ la quantité de glace fondue par le cochon d'Inde.

La chaleur spécifique de la glace étant de $79^{cal},2$, il s'ensuit que la chaleur dégagée par le cochon d'Inde a été de $322,7 \times 79.2$, soit 25 558 calories, ce qui fait par heure 2 555 calories. En supposant que ce cobaye, dont Lavoisier ne nous donne pas le poids, pesait 500 grammes, nous avons finalement un chiffre de 5 110 calories par kilogramme et par heure.

Mais l'emploi du calorimètre à glace comporte différentes erreurs : la difficulté d'apprécier exactement la quantité de glace fondue, et surtout la différence qui est dans la radiation calorique d'un animal placé dans un milieu à 0° et d'un animal qui est dans des conditions autres de température extérieure.

Lavoisier et Laplace évaluent en même temps la quantité d'acide carbonique produit; ils la comparent à la chaleur dégagée, assimilant la respiration de l'animal à la combustion d'une masse de carbone et d'hydrogène, et ils trouvent un étroit rapport entre ces deux valeurs.

Cette expérience est une des plus belles de la physiologie; elle inaugure une période nouvelle dans la science. Elle établit que *la vie est une fonction chimique;* et on peut dire qu'elle est placée au seuil de la physiologie générale.

Une année avant le travail de Lavoisier, Crawford avait publié un livre sur la chaleur animale[1]. Dans cet ouvrage Crawford indique l'emploi d'un calorimètre fondé sur un prin-

1. Ce livre, fort intéressant d'ailleurs, est intitulé : *Experiments and observations on animal heat and the inflammation of combustible bodies, being an attempt to resolve these phenomena into a general law of nature,* by Adam Crawford. A. M. London. Murray and Sewell, MDCCLXXIX. — On y trouve cette idée profonde que la chaleur animale est produite par la combustion et qu'elle est proportionnelle à la quantité d'acide carbonique (air fixe) produit

cipe différent du calorimètre à glace. Il s'agit d'un calorimètre à eau, c'est-à-dire que l'animal est placé dans un manchon d'eau qui s'échauffe par la radiation calorique, et qui, par conséquent, en s'échauffant d'une certaine quantité, indique la quantité de calories qui a été cédée par l'animal.

Mais, comme le dit Dulong[1], les résultats numériques donnés par Crawford sont très différents, et l'imperfection des méthodes expérimentales n'inspire pas une grande confiance. Ajoutons que les théories du *phlogistique*, de la *chaleur absolue* et bien d'autres erreurs encore, rendent le travail de Crawford presque inintelligible. Quelle différence entre des considérations vagues sur la chaleur spécifique des sangs veineux et artériel et l'expérience décisive, simple et admirable, de Lavoisier et Laplace !

Il faut attendre quarante ans pour constater un progrès relatif à la calorimétrie animale.

Dulong, d'une part, et Despretz, de l'autre, employèrent en 1823, simultanément, pour répondre à un prix proposé par l'Académie des sciences de Paris, de nouvelles méthodes calorimétriques, au moyen d'un calorimètre qui consiste essentiellement dans la disposition suivante : un animal était placé dans une double enceinte métallique remplie de liquide ; la température du liquide étant connue, avant et après l'expérience, on en déduit la quantité de chaleur cédée par l'animal.

Dulong a employé le calorimètre à eau ; Despretz, le calorimètre à mercure [2].

dans l'expiration. A vrai dire, Lavoisier et Priestley avaient, à cette époque, déjà émis cette idée (Lavoisier, *Expériences sur la respiration des animaux*, 1777). Au point de vue de l'expérimentation, les expériences de Crawford sont tout à fait insuffisantes ; mais, même en l'absence de toute expérience précise, c'est quelque chose que de dire (p. 73) : « Animal heat seems to depend upon a process similar to a chemical elective attraction. » Le nom de Crawford mérite de n'être pas oublié, et la gloire de Lavoisier ne doit pas nous faire méconnaître ses prédécesseurs, même inconscients.

1. « Mémoire sur la chaleur animale » (*Ann. de chimie et de physique*, 1841, t. I (3), n° 142).

2. *Annales de chimie et de physique*, 1824, t. XXVI, p. 337, et 1841, t. I (3), p. 440.

Mais leurs expériences, si intéressantes qu'elles soient, ne peuvent guère servir à nous donner en calories la quantité de chaleur produite par l'animal. En effet, dans les expériences de Despretz, le poids de l'animal n'est pas indiqué : c'est surtout pour la mesure des produits gazeux de l'expiration que l'expérience a été instituée, et afin de calculer le rapport de la chaleur produite à la chaleur qui aurait dû se dégager par la transformation du carbone en acide carbonique.

Dans les expériences de Dulong, quoique le poids de l'animal soit indiqué et la production de chaleur rapportée à l'unité de poids, le mot calorie n'est pas prononcé [1].

Après ces deux travaux remarquables, mais intéressant plus la théorie de la respiration que celle de la chaleur animale, de nombreuses expériences ont été faites sur la calorimétrie indirecte, c'est-à-dire que la quantité de chaleur était déterminée par la mesure des produits de combustion de l'animal.

Étant donné, par exemple, qu'un animal de 1 kilogramme produit en une heure 2 grammes d'acide carbonique, connaissant la chaleur de formation de l'acide carbonique, soit à partir des éléments, soit à partir des matières alimentaires ingérées, on en déduit la quantité de chaleur produite par lui.

1. Dans le tableau, p. 455, *loc. cit.*, la quantité de chaleur est probablement évaluée en calories; mais l'explication du tableau est tout à fait insuffisante : on trouve, en admettant que le chiffre supérieur de la colonne 11 est le chiffre des calories, les quantités suivantes qui indiquent par kilogramme d'animal le nombre des calories produites en une heure :

		grammes.	calories.			grammes.	calories.
Chat	de	712	11 800	Crécerelle	de	280	14 700
—	de	760	13 000	Cobaye	de	865	9 400
—	de	730	13 500	—	de	874	9 500
—	de	1 115	12 900	—	de	476	7 400
—	de	1 105	9 790	Lapin	de	1 990	5 090
Chien	de	1 040	9 970	—	de	990	6 400
—	de	1 150	9 000	Pigeon	de	357	22 400
—	de	1 302	8 800	—	de	346	25 700
Crécerelle	de	265	14 700				

Mais il y a une certaine incertitude sur le calcul qui me fait ainsi comprendre les chiffres de Dulong.

Regnault, Boussingault, Helmholtz et Barral, et d'autres auteurs encore, ont fait ces expériences; mais nous ne nous en occuperons pas ici, notre but étant seulement d'apprécier les méthodes de *calorimétrie directe*, fondées sur la mesure directe de chaleur produite par un animal vivant[1].

Nous arrivons aux travaux des contemporains.

M. Senator[2] a employé un calorimètre à eau disposé à peu près comme le calorimètre de Dulong, avec les modifications de Traube. Les expériences de M. Senator ont porté sur des chiens, avec les résultats suivants (expériences sur des chiens adultes) :

POIDS DE L'ANIMAL.	PRODUCTION DE CALORIES par kilogramme et par heure.	OBSERVATIONS.
kilog.	calories.	
6,000	2 700	
7,520	2 240	
5,383	2 340	
5,248	2 073	A jeun depuis deux jours.
7,365	2 075	*Idem.*
5,345	3 531	Une heure après le repas.
6,170	3 220	*Idem.*
7,500	2 930	*Idem.*
5,390	2 180	
5,320	2 440	
5,355	2 020	

1. M. Ludwig, cité par Lorain (*Études de médecine clinique*, t. I, p. 439), admet les chiffres suivants, qui résultent de la mesure des produits de respiration et non de la calorimétrie directe :

	calories.
Pour un homme de 47 kilogrammes, de 29 ans, en hiver	3 225
Le même, en été	2 764
Enfants de 15 kilogrammes (6 ans)	4 058
Homme de 58 kilogrammes (59 ans)	2 204
Femme de 61 kilogrammes	1 996

Je rappellerai aussi, pour mémoire, que M. Helmholtz a admis pour un homme adulte, par kilogramme et par heure, 1,338 calories.

2. *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1872, pp. 1 à 55.

La moyenne de ces expériences indique que, pour des chiens de 6 kilogrammes environ, la production en calories est de 2450.

M. Sapalski et M. Klebs[1] employèrent un calorimètre à air. Ils mesuraient par l'augmentation de chaleur du milieu ambiant la quantité de chaleur cédée par l'animal. Ils étudièrent ainsi l'influence sur la production de chaleur de l'injection de matières putrides. Ils expérimentèrent en particulier avec les cobayes, et ils trouvèrent les chiffres suivants (pour l'animal normal) :

POIDS DE L'ANIMAL.	PRODUCTION DE CALORIES PAR KILOGRAMME ET PAR HEURE.
kilog.	calories.
0,540	6 400
0,658	6 400
0,600	5 700

Ce qui fait en moyenne 6 000 calories pour des cobayes de 600 grammes.

Liebermeister[2] a employé une méthode évidemment défectueuse et comportant de nombreuses causes d'erreurs, mais qui a cet avantage de pouvoir être appliquée à l'homme. Peut-être même, entre les mains d'un expérimentateur habile, est-elle capable de donner des résultats concordants. Il place un individu dans un bain de température connue. Sachant la quantité de chaleur que perd le bain dans un temps donné et par une température donnée, il compare cette quantité de chaleur cédée normalement par le bain à celle que perd le même bain quand un individu y est plongé pendant une

1. Cités dans le *Jahresberichte de* Hofmann *et* Schwalbe, 1872, p. 185 à 189.

2. Ses observations, celles de son élève, M. Kernig, celles de M. Hartwich, etc., sont rapportées avec détail par Lorain (*Études de médecine clinique*, t. I, pp. 434 et suiv.).

heure. Il a ainsi trouvé les chiffres suivants (pour un homme de 57 kilogrammes)[1] :

TEMPÉRATURE.	PRODUCTION DE CALORIES par kilogramme et par heure.
Bain à 32°	1 860
— à 25°	2 880
— à 19°	6 240
— à 18°	7 348

Mais ces méthodes donnent plutôt la quantité de chaleur perdue dans le bain que la production de la chaleur, attendu que, dans un bain à 18°, un individu se refroidit beaucoup, et que, par conséquent, on est forcé de tenir compte de sa différence de température avant et après l'expérience, ce qui change tout à fait les conditions.

Dans d'autres expériences, le bain était exactement à la température de l'aisselle, et la quantité de chaleur produite se retrouvait à l'état d'augmentation de la température du corps de l'individu.

En somme, pour Kernig, la production en calories est de 1 390 par kilogramme et par heure, et, pour Liebermeister, elle est de 1 800 calories; mais leur méthode ne comporte pas une précision suffisante, car, d'abord, la mesure exacte de la température axillaire est très difficile quand il s'agit d'être sûr d'un dixième de degré; ensuite la température d'un bain de 150 à 200 litres d'eau est presque impossible à prendre exactement par suite de la difficulté du mélange; et, enfin, la température axillaire n'est certainement pas identique à la température périphérique des autres parties du corps. Il est impossible d'admettre qu'elle représente exactement toute la température périphérique[2].

1. Cité dans le *Jahresberichte de* Hofmann *et* Schwalbe, 1871, p. 581 à 584.
2. M. Winternitz a fait une critique fort juste des observations de M. Liebermeister.

M. Rosenthal[1] a indiqué une méthode calorimétrique qui consiste en une double enceinte dans laquelle est un liquide qui bout à une température constante [par exemple l'aldéhyde à 21°, l'éther sulfurique (oxyde d'éthyle) à 35°]. Ainsi l'animal se trouve dans un milieu de température invariable, et on peut savoir la quantité de liquide qu'il fait évaporer; mais il ne semble pas que M. Rosenthal ait fait des expériences avec cette méthode, applicable seulement à des animaux de très petite dimension.

Nous ne pouvons mentionner que pour mémoire les appareils très imparfaits qu'ont employés M. Leyden, M. Winternitz et d'autres auteurs, où est déterminée la quantité de chaleur dégagée par une partie seulement de l'organisme. Cette calorimétrie partielle est évidemment très insuffisante.

Je noterai enfin des expériences nombreuses faites par M. Wood au moyen d'un calorimètre à eau, qui ne diffère pas essentiellement du calorimètre de Despretz[2].

M. Wood, dans cinquante-trois expériences sur des chiens, a trouvé un chiffre moyen de 3 275 calories, avec un maximum de 7 580 et un minimum de 910, comme production de chaleur par heure et par kilogramme. Le poids de ces chiens

1. *Archiv für Physiologie,* 1878, p. 349.

2. *Fever, a Study in morbid and normal Physiology* (*Smithsonian contribution*), Philadelphie, in-4, 1880.

Il est très regrettable que l'excellent travail de M. Wood soit fait avec les mesures anglaises ; la lecture en est rendue très difficile. Il est douteux qu'on trouve beaucoup de personnes ayant la patience de transformer en mesures régulières les chiffres donnés par M. Wood en *pounds*, *livres*, *onces*, *pieds*, *thermomètres Fahrenheit*, de manière à la rendre applicable aux mesures métriques et aux degrés centigrades en usage dans le monde scientifique. J'ai dû faire ce long et fastidieux travail, alors qu'il eût été légitime qu'il fût fait par l'auteur lui-même ; il s'ensuit probablement quelques erreurs qui ne me sont pas tout à fait imputables, à cause de l'incertitude même des mesures employées. Les auteurs qui ne se servent pas du système métrique s'exposent à ce qu'on néglige leurs recherches, si importantes et si bien menées qu'elles soient. C'est dans leur intérêt, autant que dans celui de la science universelle, qu'ils devraient rompre avec les vieilles mesures abandonnées par les savants du monde entier.

était, en général, de 5 à 9 kilogrammes, avec des chiffres extrêmes de 3 et de 18 kilogrammes.

Sur deux lapins, la moyenne de six expériences a été de 3625 calories pour des poids de $1^{kg},300$ et de $1^{kg},550$. Nous confirmerons plus loin ce fait que, chez les chiens, la production de chaleur est relativement plus élevée que chez les lapins, en tenant compte de leur poids; autrement dit, un chien de 6 kilogrammes produit par kilogramme autant de chaleur, ou à peu près, qu'un lapin de $1^{kg},500$.

Plus récemment, M. d'Arsonval[1], ayant établi une excellente critique des conditions que doit réaliser un calorimètre pour donner des indications utiles, a proposé une nouvelle méthode des plus ingénieuses[2].

Un des principaux avantages de l'appareil de M. d'Arsonval est d'être à température constante, ce qui, jusque-là, n'avait été réalisé par aucun calorimètre, sinon le calorimètre à glace, qui est à température beaucoup trop basse pour que ses indications soient comparables à ce qui se passe dans les conditions ordinaires. Enfin, l'expérience peut être prolongée pendant longtemps, et la méthode graphique permet d'inscrire immédiatement les résultats de l'expérience.

Les résultats obtenus par M. d'Arsonval[3] sont intéressants, mais jusqu'ici l'auteur n'en a publié, paraît-il, qu'un petit nombre. Il admet les chiffres suivants (et ce sont à peu près les seuls qu'il donne) :

	calories.
Pour un cobaye (poids non indiqué).	9000
Pour un lapin (poids non indiqué).	6500
Pour un chat (poids non indiqué).	7600[4]

1. *Travaux du laboratoire de* M. Marey, t. IV, p. 387.

2. Pour la description détaillée des diverses parties de cet appareil complexe, je renvoie au mémoire original.

3. *Bulletin de la Société de biologie*, 20 mars 1880. — *Gazette médicale*, 1880, p. 234; 18 juin 1881, p. 390, et 16 juillet 1881, p. 416.

4. Voyez aussi le graphique de M. d'Arsonval (*Travaux du laboratoire de* M. Marey, fig. 124, p. 406), où les mensurations calorimétriques sont prises pour un chien, une poule, un lapin, un chat et des cobayes.

Dans le cours de ses recherches, M. d'Arsonval a indiqué encore des faits importants sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir quand nous entrerons dans le détail de nos expériences.

Telles sont à peu près, je crois, les seules observations de calorimétrie directe qu'on ait faites jusqu'à présent (1885).

Si l'on réunit ces diverses données, on voit que la production de chaleur en calories peut être évaluée (par kilogramme et par heure)[1] :

	calories.
Pour un homme adulte.	1 500
Pour un chien	2 500
Pour des lapins et des cobayes.	6 000

Mais ce sont là des moyennes très imparfaites, résultant d'expériences peu nombreuses, défectueuses en beaucoup de points, et qui sont loin de répondre au puissant intérêt qu'aurait la détermination exacte de la quantité de chaleur, soit à l'état normal, soit dans les nombreuses variations physiologiques et pathologiques qui peuvent se produire.

Ces raisons paraîtront peut-être justifier une étude nouvelle et plus complète, quoique bien incomplète encore, sur quelques points de la calorimétrie animale.

II

Calorimètre à siphon.

L'appareil que j'ai imaginé et employé est fondé sur le principe suivant[2] :

1. Voyez ce que disent à cet égard les traités classiques de physiologie : Rosenthal, in Hermann's *Handbuch der Physiologie*, 1882, t. IV, 2e partie, pp. 354 et suiv. — Gavarret, *Chaleur produite par les êtres vivants*, 1855, pp. 224 à 284. — Frédéricq et Nuel, *Éléments de physiologie*, 1883, p. 185. — Beaunis, *Éléments de physiologie*, 2e édition, t. II, p. 1067. — Funke, *Lehrbuch der Physiologie*, t. I, p. 340.

2. *Bulletins de la Société de biologie*, 30 novembre 1884, p. 655 ; 11 janvier 1885, p. 2 ; 13 décembre 1884, p. 707.

Le même jour que j'ai présenté à la Société de biologie mon appareil et

Si un animal est enfermé dans une enceinte à double paroi, la chaleur rayonnante émise par lui va chauffer la double paroi qui l'entoure ; alors l'air qui y est contenu va s'échauffer et, par conséquent, se dilater. De sorte que, pour mesurer la chaleur émise, il suffira de mesurer la dilatation de l'air contenu dans la double enceinte. On voit tout de suite que cette mesure est beaucoup plus précise et plus sensible que la mesure thermométrique de l'air : d'abord, parce qu'il est toujours difficile de mélanger intimement une quantité d'air tant soit peu volumineuse, de manière à connaître exactement sa température ; ensuite, parce que les changements de volume du gaz, par la température, sont tellement supérieurs à ceux du mercure que la masse d'air enfermée dans la double enceinte constitue un thermomètre d'une sensibilité évidemment bien supérieure à celle de tout thermomètre à mercure, quel qu'il soit.

Ainsi, dans notre calorimètre, la mesure de la chaleur cédée par l'animal se fait par la dilatation de l'air ambiant. C'est, en quelque sorte, un vaste thermomètre à air, thermomètre périphérique qui totalise la chaleur rayonnante émise par l'animal.

Pour mesurer la dilatation de l'air, on peut adapter un

mes premiers résultats, M. d'Arsonval a présenté aussi un appareil calorimétrique analogue, non quant à la méthode de mensuration, mais quant au principe de la calorimétrie à air par rayonnement. Antérieurement, M. d'Arsonval avait publié, dans la *Lumière électrique*, son projet de calorimètre (1884, nos 36, 37, 38 et 39, pp. 361 et suiv.). D'un autre côté, dans mon cours de 1884 à la Faculté de médecine (fin mai 1884), j'avais indiqué le principe du calorimètre à siphon par rayonnement, et mon récepteur calorimétrique, construit dès lors sur mes indications par la maison Wiesnegg, m'a été livré aux premiers jours d'octobre 1884. Mes premières expériences sont du 1er juillet 1884 ; elles avaient été faites à l'aide d'un autre récepteur calorimétrique imparfait.

La question de priorité, peu intéressante d'ailleurs, n'est donc pas en jeu, et il est évident que M. d'Arsonval et moi, nous avons, indépendamment l'un de l'autre et simultanément, employé, pour mesurer la production de chaleur, la dilatation de l'air ambiant. C'était d'ailleurs une idée tellement simple qu'il n'y a vraiment pas lieu de parler ici de priorité ; la seule difficulté était dans l'agencement des autres parties de l'appareil. A ce point de vue, les appareils de M. d'Arsonval et les miens sont tout à fait différents.

manomètre ; et c'est le procédé qu'a employé M. d'Arsonval. J'avais essayé aussi le manomètre ; mais sa sensibilité ne m'avait pas paru suffisante : car, les volumes étant en raison inverse des pressions, la pression croît tellement vite que l'élévation de la colonne liquide devient bientôt très faible, et que quelques millimètres répondent à une élévation de température notable, précisément celle qu'il est important de connaître. Il y a donc cet inconvénient à la mesure manométrique, que les élévations de température de la fin de l'expérience sont, quoique étant les plus importantes, celles-là mêmes qui déterminent la plus petite ascension de la colonne manométrique.

J'ai employé l'artifice suivant, qui évite cette augmentation de pression et qui permet d'inscrire la dilatation de l'air, indépendamment de tout accroissement de pression.

Si l'air, en se dilatant, est amené à la surface d'un grand vase hermétiquement clos, rempli de liquide avec un siphon amorcé, la moindre augmentation de pression fera écouler l'eau du siphon, et la quantité d'eau qui tombera sera précisément égale en volume à la dilatation de l'air.

Pour que la pression soit tout à fait nulle, le liquide du vase clos est en communication avec un tube en verre recourbé à air libre, disposé en forme de siphon et monté sur une crémaillère graduée en millimètres. On établit le niveau exact, de telle sorte que l'eau ne coule pas, mais que la moindre augmentation de pression la fasse couler. Il est bon que l'eau du tube forme une sorte de ménisque convexe dépassant le niveau de section du tube de verre. Dans ces conditions, la sensibilité de l'appareil est extrême, puisqu'une allumette, en brûlant au centre de la boule, dégage assez de chaleur, c'est-à-dire dilate suffisamment l'air de l'enceinte, pour qu'il s'écoule alors 5 à 6 centimètres cubes. Un lapin de 3 kilogrammes, en une demi-heure, fait tomber plus de 100 centimètres cubes.

Si l'on recueille dans une éprouvette graduée l'eau qui

s'écoule, on mesure ainsi exactement la dilatation de l'air du récepteur calorimétrique, dilatation qui est égale en volume à la quantité d'eau qui est tombée. Ainsi le volume d'eau tombée mesure la dilatation, et, comme la dilatation mesure la chaleur, le volume d'eau tombée mesure exactement la chaleur cédée au récepteur.

On voit que cet appareil est, en somme, un thermomètre

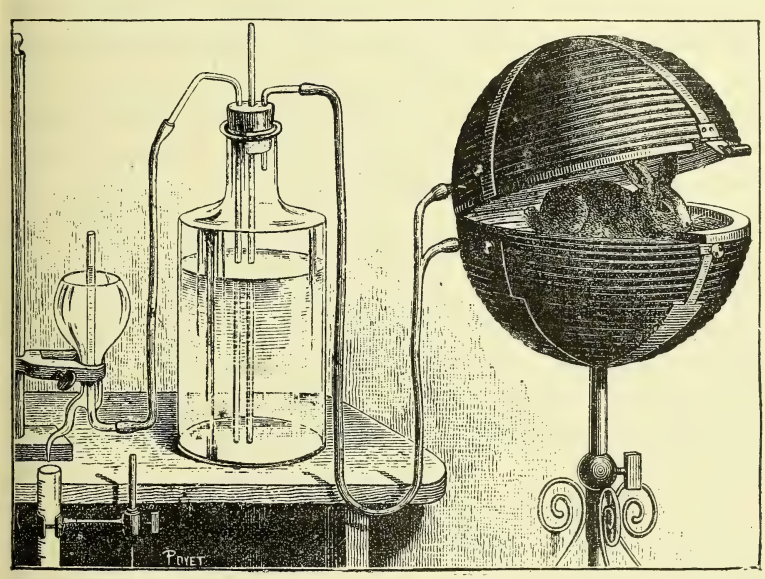

Fig. 58. — Calorimètre à siphon.

à air qui recueille toute la chaleur cédée par un animal. L'ascension de la colonne thermométrique étant représentée par la chute d'eau, la chute doit s'arrêter quand l'équilibre est atteint, ce qui répond à l'équilibre d'une colonne thermométrique.

L'élément essentiel de cet appareil, c'est qu'il travaille à pression nulle, condition absolument nécessaire pour que la sensibilité soit suffisante. Cette pression nulle s'obtient en ramenant toujours le siphon au niveau exact de l'eau du vase clos.

Pour cela, le dispositif suivant a été employé :

Le siphon est placé sur une vis à crémaillère, pouvant être élevée ou abaissée. Un cran répond, je suppose, à 1 millimètre; par conséquent, en abaissant le siphon d'un cran, on abaisse de 1 millimètre le niveau de l'eau.

Par suite de la dilatation, une certaine quantité d'eau est tombée ; alors il faut abaisser le niveau du siphon d'une quantité proportionnelle. Je suppose que la quantité d'eau tombée soit de 30 centimètres cubes pour une diminution de niveau de 1 millimètre, il s'ensuit que chaque fois qu'on aura un écoulement d'eau de 30 centimètres cubes, il faudra abaisser d'un cran le siphon. Alors le niveau restera le même, et l'appareil ne travaillera pas sous pression.

Évidemment, la quantité d'eau qui répond à 1 millimètre de hauteur est proportionnelle à la surface de section du vase clos, et on comprend qu'il y a intérêt à donner à ce vase les plus grandes dimensions possibles pour que l'appareil travaille constamment avec une pression minimum. Si faible que soit cette pression de 1 millimètre d'eau, elle est encore très appréciable, à cause de la sensibilité de l'appareil, et il faut en tenir grand compte.

On peut noter aux divers moments de l'expérience la quantité d'eau qui tombe, et construire ainsi le graphique exact de la dilatation, par conséquent de la température du calorimètre. On obtient ainsi une courbe comme celles qui se trouveront dans le cours de ce travail. Mais l'inscription peut aussi être directe, et ce n'est pas là un des moindres avantages de ce procédé que de se prêter facilement à l'inscription graphique.

Le récepteur calorimétrique peut être quelconque; il faut seulement que son volume ne soit pas trop considérable, c'est-à-dire que ses parois soient rapprochées de l'animal, de manière à bien prendre sa température. Je me suis servi, tantôt, de la couveuse de M. d'Arsonval, tantôt, et avec plus d'avantages, d'un appareil construit, sur mes indications, par

la maison Wiesnegg. C'est, comme l'indique la figure ci-jointe, un serpentin tubulaire en cuivre, disposé en forme de double hémisphère, articulé par une charnière. Chacun des deux serpentins est relié à un tube en caoutchouc qui communique avec le vase clos.

Pour des expériences calorimétriques sur des enfants, j'ai fait construire un autre grand appareil en cuivre ayant une capacité d'environ un mètre cube et demi d'air. La paroi extérieure est assez épaisse ; la paroi intérieure, au contraire, est très mince.

L'appareil est à charnière, et le couvercle supérieur, comme le récipient inférieur, sont, par un caoutchouc, en communication avec le vase clos. La fermeture n'est pas hermétique, de sorte qu'il n'y a aucun danger d'asphyxie, d'autant plus que, dans le bas, sont deux ouvertures par où peut se faire la circulation de l'air, ce qui, d'ailleurs, n'a aucun inconvénient pour la sensibilité de l'appareil, car c'est une quantité tout à fait minime relativement au reste de la surface. Au centre de cet œuf de cuivre est un support sur lequel est placé un coussin, lequel peut servir de couchette pour l'enfant soumis à l'observation.

La pratique de ces deux appareils est absolument identique, il s'agit seulement de déterminer leurs constantes, et, tout à l'heure, en entrant dans le détail des observations, nous les établirons.

On comprend aussi que le récepteur calorimétrique peut varier ; le principe sera toujours le même, c'est-à-dire la dilatation de l'air ambiant mesurée par l'écoulement d'eau d'un siphon, exactement amorcé.

Pour ce qui est de l'inscription graphique directe, voici la disposition que j'ai prise : l'eau, en tombant goutte à goutte dans une éprouvette étroite, déplace un flotteur qui, par l'intermédiaire d'une poulie, actionne un chariot tendu par un poids. Chaque fois qu'une goutte tombe, le flotteur étant soulevé, le chariot est attiré par le poids, et alors l'in-

scription se fait horizontalement sur un cylindre enregistreur.

La difficulté était d'avoir un rapport de courbes exactes et comparables pour des animaux de poids différents. En effet, la quantité de chaleur n'a d'intérêt que lorsqu'elle est toujours rapportée à un même poids d'animal. Pour cela j'ai un cylindre enregistreur dont la vitesse est variable. Avec un animal pesant 3 kilogrammes, par exemple, je dispose mon cylindre de telle sorte que la vitesse est trois fois plus considérable qu'avec un animal de 1 kilogramme, et ainsi de suite ; le cylindre ayant un mouvement d'horlogerie avec des poids variables et des vitesses qui varient entre 1 tour et trois heures et 6 tours par heure.

Malheureusement, avec l'inscription graphique directe, on ne peut guère tenir compte des corrections dues aux changements de la température extérieure ; de sorte qu'il faut presque toujours en revenir à la notation volumétrique de l'eau tombée, comparée à l'observation du thermomètre, faite simultanément.

La correction thermométrique a une très grande importance et mérite qu'on s'y arrête avec détails. Je laisse de côté la correction barométrique, attendu qu'en une heure ou une heure et demie les changements de pression sont assez faibles pour être absolument négligeables.

Mais le volume des récepteurs est assez considérable pour que la température exerce une influence importante.

Comme la mesure du volume de l'air qui est dans le récepteur ne peut guère être faite directement, je la détermine précisément par la dilatation que le gaz subit par la chaleur.

Voici les chiffres trouvés pour les récepteurs calorimétriques à boule :

Pour une élévation de température de 1°, la dilatation a été de $33^{cc},08$ dans une expérience ; de $33^{cc},22$ dans une autre expérience, soit en moyenne $33^{cc},1$ par degré, c'est-à-dire qu'il contient à peu près 9 litres d'air. Comme le thermomètre est

gradué en vingt-cinquièmes de degré, cela fait à peu près, pour 1/25e de degré, une dilatation de 1cc,32, ou mieux 1cc,3, car, par suite de la lenteur avec laquelle le récepteur prend la température du dehors, il faut plutôt diminuer qu'augmenter les corrections de température.

Pour la couveuse de M. d'Arsonval, dont je me suis servi d'abord, la dilatation est de 118 centimètres cubes par degré, soit, pour 1/25e de degré, 4cc,7.

Pour l'œuf de cuivre, la dilatation pour 136/25e de degré a été de 482 centimètres cubes, soit, pour 1/25e de degré, 3cc,5.

Ainsi, pour ces trois appareils, nous avons à faire des corrections différentes qui sont respectivement, pour 1/25e de degré, de 1cc,32, 4cc,7, 3cc,5. Mais nous ferons des corrections moins fortes, et nous prendrons les chiffres ronds de 1, 4 et 3, car les récepteurs de cuivre sont bien moins sensibles que le thermomètre aux variations de la température extérieure.

Il suit de là — et c'est une remarque fondamentale — que, pour faire de très bonnes observations, il ne faut pas avoir de notables corrections de température à faire. Plus la température du milieu ambiant est fixe, plus l'observation sera juste. Et cela est nécessaire, non seulement pendant la durée de l'observation, mais pendant la demi-heure ou l'heure qui précède. Souvent, en hiver, j'ai dû faire de longues observations dans des chambres sans feu; car, si l'on allume un poêle, la température extérieure monte en deux heures de 6 à 10° et même plus, ce qui fait pour 10° les énormes dilatations de 330 centimètres cubes, 1 180 centimètres cubes, 875 centimètres cubes, et la correction est plus importante que le chiffre obtenu pour la mensuration même de la chaleur.

L'erreur est d'autant plus grave que l'appareil de cuivre s'échauffe beaucoup moins vite que le thermomètre, et que, si l'on fait exactement toute la correction que le thermomètre indique, on se trompe d'une quantité tout à fait inconnue et qui est peut-être considérable.

Mais on peut, avec certaines précautions, maintenir une

température presque tout à fait constante, comme l'indiquent les chiffres de ce tableau.

	HEURE.	TEMPÉRATURE extérieure.	ÉCOULEMENT d'eau absolu.	ÉCOULEMENT d'eau avec la correction de température.	ÉCOULEMENT d'eau rapporté à 1 kilog. sans correction de température.	ÉCOULEMENT d'eau rapporté à 1 kilog. avec correction de température.
	h. m.	degrés.				
1re *expérience*[1] : Lapin normal de 3kg,200. (Dans la boule.)	1 »	10,11/25	»	»	»	»
	1 7	10, 5	30	38	10	12
	1 11	10, 8	44	48	13	15
	1 20	10,14	79	75	24	23
	1 25	10,14	94	90	30	28
	1 37	10, 7	121	126	38	39
	1 46	10, 8	134	137	42	42
	1 55	10,14	140	137	43	42
2e *expérience* : Lapin de 2kg,900, piqué il y a plusieurs jours. (Dans la boule.)	1 »	6, 5/25	»	»	»	»
	1 10	6, 4	43	44,0	15	15
	1 16	6, 6	58	56,7	20	19
	1 25	6, 7	78	75	27	26
	1 30	6, 8	83	79	28	27
	1 37	6,10	95	89	32	30
	2 »	6,10	113	107	39	37
3e *expérience* : Enfant normal de 9 kilogr. (Dans l'œuf.) (CCCXX)[2].	1 »	19	»	»	»	»
	1 10	19	135	135	13	13
	1 20	19	280	280	31	31
	1 30	19, 2/25	415	409	46	46
	1 40	19, 3	540	531	60	59
	1 50	19, 3	635	626	70	69
	2 »	19, 4	710	698	79	78
	2 10	19, 5	795	780	88	87

1. On remarquera que je ne donne que des chiffres entiers : c'est une fausse précision dans l'espèce que de donner ici des décimales qui n'ajouteraient rien aux conclusions et dont on ne pourrait garantir l'exactitude.

2. Les chiffres romains indiquent le numéro d'ordre de l'expérience.

On voit que, quand la température reste aussi régulière, la correction n'a pas grande importance, les variations phy-

siologiques d'un même individu normal étant, bien évidemment, supérieures aux écarts dus à la température. Toutefois il faut pratiquer ces corrections, et avec un très grand soin, en

	HEURE.	ÉCOULEMENT d'eau absolu.	TEMPÉRATURE.	ÉCOULEMENT d'eau avec la correction de température.	ÉCOULEMENT d'eau rapporté à 1 kilogr. sans correction de température.	ÉCOULEMENT d'eau rapporté à 1 kilogr. avec correction de température.
	h. m.		degrés.			
Enfant normal de 9 kilogr. (Dans l'œuf.) (CCCXXIV.)	1 »	»	19, 8/25	»	»	»
	1 10	124	19,15	103	13	11
	1 23	288	19,20	261	32	29
	1 37	455	19,22	419	50	46
	1 46	575	20 »	533	64	59
	1 52	650	20, 3	599	72	67
	1 56	690	20, 3	630	77	70
	2 »	720	20, 5	654	80	73

faisant la lecture thermométrique *rapidement;* car le voisinage de l'opérateur échauffe assez le thermomètre pour que, si l'on met une demi-minute à le lire, on n'ait plus d'observation exacte.

Notons aussi que, quand la température monte ou descend régulièrement, l'observation peut être très bonne : car, si le récepteur de cuivre ne suit que lentement les variations thermiques, il les suit cependant exactement. Si la température croît de 1/25e de degré par cinq minutes, pendant deux heures il faut faire très régulièrement la correction, comme l'indique l'expérience précédente. Ce qui est mauvais pour l'observation précise, ce sont les variations brusques et en sens différent, variations qui peuvent affecter le thermomètre, sans affecter la boule de cuivre.

On voit que la correction marquée à la cinquième colonne du tableau est tout à fait légitime, puisque, lentement et contamment, en une heure, la température extérieure s'est élevée

et a contribué à élever la température du calorimètre parallèlement à celle du thermomètre.

Ainsi, avec une température constante, ou à peu près constante, ou qui s'élève régulièrement et constamment, une bonne observation peut être prise, à la condition, toutefois, qu'on fasse des corrections thermométriques exactes.

Mais il vaut mieux encore ne pas avoir à faire de correction du tout; et, comme une température absolument constante peut être rarement obtenue, j'ai dû employer en le modifiant légèrement, un dispositif simple et ingénieux qu'a indiqué M. d'Arsonval, Il consiste en un autre récepteur calorimétrique, identique par sa forme et sa structure au récepteur principal. Alors, bien évidemment, tous les changements thermiques qui affecteront l'une des boules, affecteront aussi l'autre. Si, je suppose, dans le récepteur A, je place un lapin normal, et si dans le récepteur B, identique au premier, je place un lapin dont la modification physiologique est à étudier, la courbe du lapin A pourra être considérée absolument comme normale, et la courbe du lapin B, pathologique, sera comparée à la courbe du lapin A. La comparaison pourra se faire indépendamment de toute correction de température ; mais il vaudra toujours mieux faire la correction de température qui portera également sur l'une et l'autre boule, et par conséquent ne changera rien au résultat comparatif final[1].

Avant tout, il fallait s'assurer de l'analogie des deux boules au point de vue de leurs propriétés de récepteur calorimétrique et de leur radiation dans le milieu ambiant. C'est ce que l'expérience suivante indique. Elle a été faite sur deux lapins normaux de même poids, et dont la robe était de même couleur.

1. Dans toutes les expériences qui suivent, la correction de la température a été faite, et nous ne reviendrons plus sur ce point.

HEURE.	TEMPÉRATURE.	V. LAPIN NORMAL de 2k,600gr. (CCCLXIII.)	N. LAPIN NORMAL de 2k,650gr. (CCCLXIV.)
h. m.	degrés.		
1 »	24,17	»	»
1 10	24,17	18	14
1 25	24,21	24	23
1 33	24,16	30	29
1 45	24,22	32	32
2 »	24,22	33	33

Je citerai encore une expérience, établissant que les deux boules donnent les mêmes résultats quand on se place dans les mêmes conditions physiologiques :

HEURE.	TEMPÉRATURE.	V. LAPIN DE 2k,820gr. (CCXC.)	N. LAPIN DE 2k,720gr. (CCXCI.)
h. m.	degrés.		
1 »	15,22	»	»
1 20	16,1	31	33
1 40	16,3	44	45
2 »	16,4	47	47

Il va sans dire que la régularité de ces expériences ne s'obtient que si on laisse le calorimètre se refroidir et si on ne lui donne aucune chaleur extérieure. Pour cela, quand une expérience a été faite, il faut attendre une heure et demie ou deux heures après que l'animal a été sorti de la boule, avant de refaire une autre expérience. La boule, qui a mis une heure à s'échauffer, met plus d'une heure à se refroidir.

Enfin, il faut rester à une certaine distance de l'appareil; car la chaleur de l'observateur voisin est suffisante pour modifier les résultats.

Il faut avoir soin aussi que l'animal ne soit pas mouillé, car, si son poil est mouillé, il échauffe naturellement beau-

coup plus la boule de cuivre, et les résultats ne sont pas comparables à ceux d'un animal sec.

Quant aux poussières et à l'oxydation du récepteur calorimétrique, il ne me paraît pas que cela ait une grande influence sur la radiation, et, d'ailleurs, rien n'est plus facile à éviter.

Relativement au poids de l'animal, la mensuration en est indispensable avant chaque expérience, et, quoiqu'en apparence rien ne soit plus précis, en réalité la mensuration exacte est toujours difficile. Le poids d'un lapin, par exemple, est essentiellement changeant; c'est un animal qui n'urine que rarement, quand on le sort de sa cage ou sous l'influence d'une émotion; il émet alors 100 à 150 grammes d'urine, ce qui diminue son poids de 1/15e ou de 1/20e. Ainsi, un lapin qui vient de manger et qui n'a pas uriné pèse 300 grammes de plus, au moins, qu'un lapin de même poids réel, mais qui n'a pas mangé et qui vient d'uriner. Il faut donc faire les pesées sur des lapins qui se trouvent dans les mêmes conditions physiologiques.

Tous ces détails ne sont pas inutiles; ils éviteront à ceux qui voudraient répéter mes expériences les erreurs, les tâtonnements et les difficultés que j'ai d'abord rencontrées.

Étudions la marche de l'expérience, autrement dit la courbe d'écoulement de l'eau par le calorimètre.

Voici une expérience détaillée qui indiquera qu'au début la chute d'eau est très rapide, et que, peu à peu, la quantité d'eau va en diminuant; de sorte que, dans son ensemble, la forme de l'écoulement est parabolique.

L'expérience XXVI a été faite sur deux cobayes pesant ensemble 1^{kg},557, par une température de + 10°,5.

Les chiffres sont rapportés à un kilogramme du poids de l'animal, et la correction de la température a été faite.

On va comprendre pourquoi la forme de cette courbe est une parabole.

La chaleur émise par le lapin se communique au récepteur, lequel rayonne continuellement dans l'atmosphère ambiant; mais le rayonnement de la boule est proportionnel à l'excès de sa température sur la température ambiante, d'après

HEURE.	ÉCOULEMENT.	HEURE.	ÉCOULEMENT.	HEURE.	ÉCOULEMENT.
h. m.		h. m.		h. m.	
1 »	»	1 21	49	1 41	68
1 1	3	1 22	50	1 42	69
1 2	6	1 23	51	1 43	69
1 3	10	1 24	52	1 44	70
1 4	14	1 25	53	1 45	71
1 5	18	1 26	54	1 46	72
1 6	20	1 27	55	1 47	73
1 7	22	1 28	56	1 48	74
1 8	25	1 29	57	1 49	75
1 9	27	1 30	58	1 50	76
1 10	30	1 31	59	1 51	77
1 11	32	1 32	60	1 52	77
1 12	34	1 33	61	1 53	78
1 13	36	1 34	62	1 54	79
1 14	38	1 35	63	1 55	79
1 15	40	1 36	64	1 56	80
1 16	42	1 37	65	1 57	80
1 17	43	1 38	66	1 58	80
1 18	45	1 39	67	1 59	80
1 19	46	1 40	68	1 60	80
1 20	48				

la loi de Newton; de sorte que, si la boule est très chaude, elle rayonne beaucoup; elle rayonne peu si elle est froide. Alors, au début, elle perd peu de chaleur, et toute la chaleur que lui envoie le lapin est acquise; mais il arrive un moment où la chaleur perdue par la boule dans l'atmosphère est précisément égale à la chaleur qu'elle gagne par le fait du lapin qui y est enfermé. C'est le moment où l'équilibre est atteint et où alors l'écoulement est nul.

C'est au bout d'une heure pour la boule, et d'une heure et demie pour l'œuf, que cet équilibre final est obtenu.

A la rigueur, il ne faudrait arrêter l'expérience que lors-

qu'on a constaté cet équilibre; mais en général l'intervalle d'une heure est suffisant. Aussi toutes mes observations portent-elles sur une durée d'une heure, et le chiffre adopté finalement est-il celui qui résulte de l'observation faite au bout d'une heure. Ainsi se peut faire la comparaison entre les expériences diverses.

Je ne dois pas négliger, en terminant cette étude technique, de noter deux graves inconvénients de mon calorimètre.

D'abord il ne peut pas rétrograder, en ce sens qu'une fois que le liquide est tombé, il ne peut plus revenir dans l'appareil. C'est donc un *appareil à maximum* qui indique, non pas tant la variation dans la production de chaleur que le maximum de calorique dégagé à tel moment précis par l'animal en expérience.

En second lieu, dans la boule où est le lapin, il s'est fait, pour ainsi dire, un milieu artificiel de température notablement plus élevée que la température ambiante, et, par conséquent, dans une certaine mesure, anormale.

Ce dernier inconvénient est plus sérieux que l'autre, car, pour celui de la non-rétrogradation, cela m'importe peu, puisque je voulais simplement connaître le maximum de chaleur, et non ses variations dans le cours d'une expérience.

Je ne connais guère que le premier calorimètre de M. d'Arsonval qui remédie à cet inconvénient de l'échauffement par la chaleur propre de l'animal. C'est pour que l'échauffement ne soit pas trop grand encore, que j'ai évité de faire recouvrir l'appareil d'une enveloppe de laine, ou l'enduire de noir de fumée ou d'une couche de céruse. En effet, si j'avais diminué le refroidissement de la boule, la sensibilité de l'appareil eût été plus grande, mais un animal se fût bien vite échauffé lui-même, et, au lieu d'être dans un milieu de 12 ou 15°, il eût été dans un milieu de 30 à 35°. Malgré cette diminution de sensibilité, ma boule calorimétrique est bien suffisamment

sensible pour qu'on puisse faire avec profit des expériences avec des moineaux qui ne pèsent pas plus de 20 grammes.

Avant d'exposer les expériences, je vais indiquer comment j'ai établi à combien de calories était équivalente la dilatation de l'air du récepteur. Mon principe a été le suivant :

Étant donnée une masse d'eau de quantité connue et de température connue, le rayonnement de cette masse d'eau, autrement dit sa perte en chaleur, peut se calculer très exactement. Donc, si l'on place dans le récepteur un litre d'eau, je suppose, à 43°, et si au bout d'une demi-heure sa température est à 37°, cela fait 1 000 grammes qui ont perdu 6°, soit 6 000 calories. Ces 6 000 calories représentent la chute d'une certaine quantité d'eau, et, alors, on peut en déduire à combien de calories répond la chute d'un centimètre cube d'eau.

Ce procédé, quelque simple qu'il paraisse, est cependant très exact, et donne des indications précises. Surtout ses indications sont comparables ; car je me suis placé, pour la quantité et la température de l'eau, à peu près dans les mêmes conditions que pour le poids et la température des animaux en expérience[1].

Voici quelques chiffres :

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.		NOMBRE de CALORIES.	VALEUR de l'écoulement d'un centimètre cube en CALORIES.
	degrés.			
CLXXV.	de 41,6	à 35,4	12 400	77
CCLIII..	43,3	37,8	13 640	80,7
CCLXVII..	41,10	37,15	»	66,4
CCLXVIII.	»	»	»	87,2
CCLXX.	»	»	»	82,4
CCLXC.	42,65	36,85	14 200	91
CCLXCVIII.. . . .	43,85	37,75	14 762	78,7

1. Ce n'est pas seulement l'eau qui se refroidit, mais aussi le verre qui

La moyenne de ces sept expériences est de $80^{cal},5$; mais il faut en éliminer l'expérience CCLXVII, faite probablement avec un récepteur incomplètement refroidi. Il nous reste donc six expériences qui sont assez concordantes, et où la perte en calories a été, pour un centimètre cube d'eau, de 77, 79, 81, 82, 87 et 91 ; ce qui nous donne une moyenne de 83 calories.

Nous pouvons donc admettre que, dans notre appareil à boule, l'écoulement de 1 centimètre cube d'eau répond à 83 calories.

Voici alors comment s'applique le calcul à l'animal vivant : Je suppose qu'un lapin de 3 kilogrammes nous donne un écoulement d'eau de 129 centimètres cubes; cela fait, pour un kilogramme de lapin, un écoulement d'eau de 43 centimètres cubes par heure. Ces 43 centimètres cubes répondent évidemment à 43×83, soit 3 569 calories.

Ces 3 569 calories représentent la radiation de l'animal, c'est-à-dire la quantité de chaleur qu'il cède au milieu ambiant par kilogramme et par heure. Or, sa température étant stationnaire, la quantité de chaleur qu'il perd est précisément égale à celle qu'il produit. Par conséquent, sa radiation calorique est égale à sa production calorique. C'est ainsi que notre appareil calorimétrique peut servir à mesurer non seulement la radiation, mais encore la production de chaleur.

Voici des expériences faites avec le grand œuf de cuivre, expériences qui sont aussi assez concordantes.

Mais deux cas se présentent : un cas, dans lequel un coussin est mis dans l'œuf, coussin qui sert de couchette aux petits enfants soumis à l'observation; un autre cas, dans lequel il n'y a pas de coussin. On comprend que ce sont là deux conditions différentes au point de vue de la radiation calorique ; car le coussin absorbe de la chaleur, et le rayonnement est diminué.

l'enveloppe. Il faut donc tenir compte du poids du vase multiplié par la chaleur spécifique du verre.

Voici la mesure de l'équivalence calorimétrique de l'œuf, faite avec coussin :

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	NOMBRE de CALORIES.	VALEUR d'un centimètre cube en CALORIES.
	degrés.		
CCLVI.	de 41,7 à 37,6	27 183	53,3
CCL.	44,4 39,5	31 801	52,7
CCLV.	41,75 35,15	23 868	57,8
CCLXIV	42,35 38,10	»	62,3
CCXCVI.	45,2 41,3	»	61 »
CCXCV.	43,65 39,95	24 420	78 »
CCCVI *bis*.	45,5 41,55	»	58 »

Mais, comme l'avant-dernière expérience s'écarte notablement des autres (pour une raison quelconque), nous l'éliminons, et nous avons une moyenne d'un centimètre cube pour représenter 57 calories.

En faisant la mesure calorimétrique de l'œuf sans coussin, nous trouvons des chiffres un peu différents, plus faibles, comme on pouvait le prévoir; car l'interposition d'un coussin tend à diminuer le rayonnement.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	NOMBRE de CALORIES.	VALEUR d'un centimètre cube en CALORIES.
	degrés.		
CCLVI.	de 41,9 à 37,3	»	48,2
CCLXVI *bis*. . . .	» »	»	46,9
CCLXXV.	43 » 38,35	30 690	47,8

Ces trois expériences nous donnent une moyenne très exacte de $47^{cal},8$, soit, en chiffre rond, 48, que nous adopterons comme constante calorimétrique de l'œuf sans coussin.

En résumé, nous avons ces trois constantes calorimétriques

qui vont nous servir pour évaluer en calories la quantité d'eau tombée du siphon.

	centimètres cubes.		calories.
Pour la boule.	1	=	83
Pour l'œuf avec coussin.	1	=	57
Pour l'œuf sans coussin.	1	=	48

A posteriori, nous démontrerons l'exactitude de notre appareil, si nous trouvons les mêmes chiffres en calories pour les mêmes individus placés dans l'un et l'autre récepteur.

III

Influence de la taille.

C'est principalement sur les lapins qu'ont porté mes expériences. Elles sont nombreuses, et, sans que je puisse les donner dans le détail, je vais cependant les présenter en un tableau d'ensemble, de manière à dégager l'influence de deux facteurs essentiels : d'abord le poids de l'animal, puis la température extérieure.

Établissons d'abord l'influence du poids (ou de la taille).

On démontre, en physique, que le refroidissement (ou la radiation) d'un corps quelconque est proportionnel à la surface, toutes conditions égales d'ailleurs de pouvoir émissif et de température extérieure ou intérieure.

Or, pour des volumes différents qui vont en croissant, la surface ne croît pas aussi vite que le volume. Si l'on suppose les animaux de taille différente comme des sphères de volume différent, les volumes respectifs sont entre eux comme les cubes des rayons; tandis que les surfaces respectives sont entre elles comme les carrés des rayons.

Ces considérations s'appliquent aux animaux vivants, et, quoique leur forme soit tout à fait irrégulière, comparée à

celle d'une sphère parfaite, on peut approximativement leur appliquer ces faits géométriques.

Nous pouvons supposer aussi, ce qui est très proche de la vérité, que leur densité est homogène, et que leur poids et leur volume sont absolument corrélatifs. Par conséquent, un animal de petit volume (c'est-à-dire de poids petit) aura relativement une bien plus grande surface qu'un animal de poids considérable ; et alors, si l'on rapporte la chaleur produite au poids, on devra trouver que l'unité de poids dégage beaucoup plus de chaleur chez les petits animaux que chez les gros : parce que, chez les petits animaux, la surface est comparativement beaucoup plus grande, et, par conséquent, la radiation calorique plus intense.

Ces faits, quelque évidents qu'ils soient, avaient besoin d'être expérimentalement démontrés. Nous avons pu le faire, non seulement avec des animaux de tailles et d'espèces différentes, mais encore avec des animaux de même espèce et de tailles différentes.

Voici d'abord des expériences sur de jeunes lapins :

DATES.	NUMÉRO de l'expérience.	TEMPÉRATURE.	POIDS TOTAL des lapins mis dans la boule.	POIDS MOYEN d'un lapin.	CENTIMÈTRES cubes par kilogr. et par heure.	CALORIES par kilogr. et par heure.
		PREMIÈRE PORTÉE				
		degrés.	kilog.	grammes.	cent. cubes.	calories.
5 janv. 1885.	CL	6	0,870	218	103	8 500
6 — 1885.	CLI	9	0,880	220	125	10 375
7 — 1885.	CLII	11,5	1,380	230	82	6 800
12 — 1885.	CLIX	10	1,894	379	87	7 220
		DEUXIÈME PORTÉE				
25 févr. 1885.	CLXXI	15	3,070	384	74	6 152
27 — 1885.	CLXXII	15	3,070	439	74	6 152
2 mars 1885.	CLXXIV	11	3,140	523	57	4 831
9 — 1885.	CLXXVI	11,5	2,990	721	52	4 316

Ainsi, en suivant ces jeunes portées de deux lapins, nous

trouvons qu'à mesure que leur poids augmente, la quantité de chaleur, produite par un kilogramme de l'animal, va en diminuant.

Une autre expérience le prouvera encore. Il s'agit de quatre petits lapins, pesant en moyenne 662 grammes, qui ont été mis en comparaison avec un lapin normal pesant $2^{kg},770$, c'est-à-dire à peu près autant que les quatre petits lapins placés dans la boule voisine ($2^{kg},650$) [1].

HEURES	TEMPÉRATURE.	ÉCOULEMENT d'eau par kilogramme.	ÉCOULEMENT d'eau par rapport au lapin normal.
h. m.	degrés.		
1 »	23, 3/25	»	»
1 15	23, 3	30	157
1 30	23, 2	44	163
1 45	22,23	53	156
2 »	22,23	55	153

Par conséquent, des lapins pesant le quart d'un gros lapin ont, par kilogramme, produit 150, alors que le gros lapin produisait 100.

Si l'on prend la moyenne des six expériences dans lesquelles le poids des lapins a été inférieur à 440 (de 220 à 440), nous avons les chiffres suivants : 103, 125, 82, 87, 74, 74, qui nous donnent une moyenne de 91 centimètres cubes qui répond à 7 500 calories.

Les expériences qui portent sur des lapins dont les poids sont compris entre les chiffres de $2^{kg},090$ minimum, et $3^{kg},870$ maximum, sont nombreuses. Nous allons les sérier, en éliminant toutes celles qui ont été faites à des températures supérieures à 16° et inférieures à 9°.

1. La dernière colonne indique la quantité de chaleur produite par un kilogramme de petits lapins, si l'on fait égale à 100 la quantité de chaleur produite par un kilogramme du gros lapin.

Nous éliminerons aussi un certain nombre d'expériences qui sortent de la moyenne. C'est un procédé qui ne conviendrait certainement pas en statistique, mais qui est permis et même nécessaire dans une science expérimentale[1].

La première colonne indique (en chiffres romains) le numéro de l'expérience inscrite dans mes cahiers d'observations; la deuxième colonne se rapporte au poids absolu de l'animal; la troisième donne l'écoulement en centimètres cubes par kilogramme de lapin; la quatrième colonne donne le chiffre de calories correspondantes, soit le chiffre de centimètres cubes multiplié par 83; la cinquième colonne donne la température extérieure; enfin la sixième colonne contient les chiffres de la disposition en séries des expériences, rangées d'après le nombre de calories, de telle sorte que le lapin au maximum de calories est représenté par le n° 1 de la série, et ainsi de suite : le minimum de calories ayant le dernier numéro. Quand le nombre de calories est le même, on répète le même chiffre de la série.

1. Cependant, afin qu'on puisse juger de la légitimité de nos éliminations, nous aurons soin de donner ces chiffres dans une note.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS ABSOLU de l'animal.	ÉCOULEMENT par KILOGRAMME en centimètres cubes.	CALORIES en chiffre rond par kilogramme.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	SÉRIATION par CALORIES.
	kilog.			degrés.	
CCCXVII	2,090	56	4650	13	3 [1]
CCXII.	2,110	54	4480	14	5
CCX.	2,110	60	4980	14	1
CCXXVII	2,110	55	4570	12	4
CCXXV.	2,150	60	4980	12	1
CCCX.	2,220	47	3900	16	9
CCLXII	2,260	53	4400	14	6
CCCVI.	2,290	43	3570	15	13
CCXXXVII . . .	2,300	57	4730	12	2
CCXXXIX. . . .	2,300	52	4320	12	7
CCXLIX.	2,300	46	3820	12	10
CCLXX	2,300	54	4480	13	5
CLXIV	2,330	42	3490	9	14
CLXV.	2,330	43	3570	10	13
CCLVIII.	2,330	48	3990	12	8
CCXX.	2,400	53	4400	13	6
CCXXII.	2,400	47	3900	13	9
CCXVIII.	2,400	53	4400	13	6
CCLXXVII . . .	2,410	41	3400	12	15
CCLXXVIII . . .	2,410	40	3320	12	16
CCCXXIII. . . .	2,420	45	3740	15	11
CCXCIX.	2,460	43	3570	15	13
CCCII.	2,460	42	3490	16	14
CCXXXV	2,500	55	4570	12	4
CCXXVIII. . . .	2,500	44	3680	15	12

1. A ces chiffres, avant d'en poser les conclusions, ajoutons dix expériences, qui, pour une cause ou une autre, s'en écartent notablement.

Dans les expériences CCXLII, CCLIV, CCLI et CCLX, il s'agit d'un lapin pesant le 25 mars 2kg,500, le 1er avril 2kg,260. Ce lapin, dans quatre expériences, à des températures de 13 à 15°, a donné les chiffres de : 65, 63, 60 et 50 centimètres cubes, chiffres évidemment trop élevés, et qui indiquent qu'il s'agissait d'un lapin malade. Sa température était de 40,6. Quoique ce lapin n'ait pas été opéré, il faut le ranger dans le groupe des lapins fiévreux et, par conséquent, l'éliminer de notre tableau où ne figurent que des lapins intacts normaux. Cela est d'autant plus vraisemblable, qu'il avait été antérieurement, deux mois auparavant, rasé pour une expérience; son poil paraissait repoussé; mais, malgré cela, il n'était pas parfaitement assimilable aux autres lapins.

J'en dirai autant de l'expérience CCLXXX; un lapin de 2kg,630, à la température extérieure de 12°, a donné 58 centimètres cubes, chiffre évidemment trop considérable. On peut admettre, pour cette expérience, soit une maladie du lapin, soit une erreur quelconque dans la mesure.

Dans deux autres expériences, nos CIV et CCCIV, les chiffres ont été de 37 et de 38, c'est-à-dire bien trop faibles, vraisemblablement parce que les boules n'avaient pas été refroidies pendant un temps suffisant.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS ABSOLU de l'animal.	ÉCOULEMENT par KILOGRAMME en centimètres cubes.	CALORIES en chiffre rond par kilogramme.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	SÉRIATION par CALORIES.
	kilog.			degrés.	
CCXXIX.	2,530	52	4320	11	7
CIII.	2,560	42	3490	10	14
CCLXXXI. . . .	2,630	47	3900	12	9
CLV	2,690	42	3490	11	14
CCXCI	2,720	47	3900	16	9
CCLXXXIX. . .	2,750	41	3400	12	15
CCXC.	2,820	47	3900	16	
CCVII.	2,800	46	3820	12	10
CXCVII	2,900	41	3400	11	15
XCIX	2,900	41	3400	11	15
CCIII	2,900	47	3900	12	9
CXI.	2,960	41	3400	9	15
CXCI	3,000	40	3320	11	16
CLXXXVII . . .	3,000	39	3240	11	17
CCXXXII	3,000	42	3490	11	14
XXIX.	3,100	40	3320	10	16
XCVI	3,150	40	3320	11	16
XCII	3,150	39	3240	12	17
XC	3,150	39	3240	13	17

Nous allons grouper maintenant ces poids de lapins de la manière suivante : de 2 000 à 2 200 ; de 2 200 à 2 400 ; de 2 400 à 2 600 ; de 2 600 à 2 800 ; de 2 800 à 3 000 ; et de 3 000 à 3 200. Et nous avons, en effectuant les calculs, les moyennes suivantes :

	Kilog.		Centimètres cubes.	Calories.
Cinq lapins.	de 2,000	à 2,200	57	4 730
Dix —	2,200	2,400	48	3 985
Douze —	2,400	2,600	46	3 820
Quatre —	2,600	2,800	44	3 650
Six —	2,800	3,000	43	3 570
Sept —	3,000	3,200	40	3 320

Résultat des plus intéressants et des plus nets, puisqu'il nous montre combien, avec l'augmentation de volume, diminue la production de chaleur par kilogramme du poids de l'animal.

Supposons que les animaux soient représentés par des sphères géométriques parfaites, leur volume sera $\frac{4 \pi R^3}{3}$ et leur surface $4\pi R^2$[1]. Autrement dit, le volume sera : $4,2 R^3$, et la surface : $12,6 R^2$.

Alors la valeur de R sera :

	Kilog.	
Pour les lapins d'un poids (ou volume) moyen de	2,100	R = 7,9
— — —	2,300	R = 8,2
— — —	2,500	R = 8,4
— — —	2,700	R = 8,6
— — —	2,900	R = 8,8
— — —	3,100	R = 9,0

Et leurs surfaces seront respectivement :

	Kilog.	Surface.
Pour les lapins de	2,100	786
— de	2,300	841
— de	2,500	889
— de	2,700	932
— de	2,900	976
— de	3,100	1,021

Or, la production totale de chaleur étant (en centimètres cubes d'eau) :

	Kilog.	Centimètres cubes.
Pour les lapins de	2,100	119
— de	2,300	110
— de	2,500	115
— de	2,700	119
— de	2,900	125
— de	3,100	130

les quantités de chaleur, par rapport à l'unité de surface, seront respectivement de :

	Kilog.	Centimètres cubes.
Lapins de	2,300	130
— de	2,500	129
— de	2,700	127
— de	2,900	128
— de	3,100	127

1. Voir plus loin, à propos des expériences faites sur les chiens, une mesure plus exacte de la surface du corps.

On voit combien ces chiffres sont proches les uns des autres, se confondant pour ainsi dire, et donnant ainsi, avec une certaine élégance, la démonstration physiologique de ce fait physique bien connu : que la production de calorique est fonction de la surface et non du poids.

Cette loi de physiologie est donc rigoureusement vraie pour les animaux de même espèce et de taille différente.

Je joindrai à ces observations celles qui portent sur des lapins de même poids, mais qui ont été faites à des températures extérieures plus élevées, comprises entre 21° et 25°, les poids étant entre $2^{kg},400$ et 3 kilogrammes.

NUMÉROS des ÉXPÉRIENCES.	POIDS de L'ANIMAL.	ÉCOULEMENT par KILOGRAMME en centimètres cubes.	CALORIES[1].	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	SÉRIATION.
	kilog.			degrés.	
CCXLIII.	2,450	40	3 320	24	3
CCCLXXIII . . .	2,480	33	2 800	21	8
CCCCVI.	2,480	35	2 580	23	6
CCCCII	2,480	47	3 900	23	1
CCCLXXV. . . .	2,540	40	3 320	21	3
CCCLXXVIII . .	2,500	41	3 400	21	2
CCCLXXXII. . .	2,500	38	3 150	24	4
CCCLXVIII . . .	2,540	26	2 310	25	11
CCCLXVI. . . .	2,540	34	2 890	24	7
CCCLX	2,550	30	2 490	26	10
CCCLXIX. . . .	2,580	31	2 570	23	9
CCCLXIII. . . .	2,600	33	2 800	25	8
CCCCX	2,610	35	2 580	26	6
CCCLXIV. . . .	2,650	33	2 800	25	8
CCCLXXXVI . .	2,740	35	2 580	23	6
CCCXC	2,740	31	2 570	25	9
CCCCI.	2,770	36	2 660	23	5

1. Il va sans dire que tous les chiffres que je donne en calories ou en centimètres cubes se rapportent à un kilogramme d'animal et à une heure.

Ces chiffres nous donnent les moyennes suivantes :

	Kilog.		Kilog.	Calories.
Lapins de	2,450	à	2,550	3070
—	2,550		2,770	2740

Par conséquent, la différence est tout à fait notable et dans le même sens que précédemment. Les lapins plus gros produisent par unité de poids une quantité de chaleur moins considérable.

Je noterai aussi, pour être complet, quelques chiffres se rapportant à des lapins pesant plus de $3^{kg},200$.

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS.	ÉCOULEMENT.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.
	kilog.		degrés.
CCCCV	3,720	32	25
CCCCVIII	3,720	24	24
CLXIX	3,470	42	11
CLXX[1]	3,440	45	12

1. Lapine pleine.

Ainsi nous avons rendu évidente cette influence de la taille sur la production de chaleur.

Nous allons retrouver la même loi en opérant sur des animaux autres que les lapins.

Ainsi, prenant les cobayes à des températures comparables, soit de 9° à 11°, nous avons les chiffres suivants :

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE.	ÉCOULEMENT[1].
	grammes.	degrés.	
XIII	141	9	133
LIII	146	12	158
XXVII	150	11	154
VIII	517	10	91
XLVII	528	12	74
XL	645	11	85
XXXIX	756	11	70
XXVI	778	11	80

1. Étant donné que l'écoulement (par heure et par kilogr. d'animal) est connu, on obtiendra le nombre de calories correspondantes en multipliant ce chiffre par 83.

Ce qui nous fait, pour des cobayes de 140 à 150 grammes, un écoulement moyen de 148 centimètres cubes; tandis qu'avec des cobayes d'un poids de 500 à 800 grammes, nous avons une moyenne de 80 centimètres cubes. En calculant les volumes et les surfaces, nous trouvons, pour les petits cobayes, un rayon de 3,2 environ; et, pour les gros cobayes, un rayon de 5,4 environ. Il s'ensuit que la surface des petits cobayes sera de 12,900, et celle des gros de 36,740. Or la chaleur totale produite par les petits est de 22, tandis que, pour les cobayes de 0,650, elle est de 52. Si nous rapportons ces deux chiffres à l'unité de surface, nous trouvons que la production est, pour les gros cobayes, de 140; et pour les petits cobayes, de 170. Ces deux chiffres ressemblent beaucoup à ceux que nous avons eus plus haut avec des lapins de poids tout différent, soit 130; et cela nous permet de penser qu'avec des animaux dont la fourrure se ressemble autant, en somme, que celle des cobayes et des lapins, la production de chaleur par l'unité de surface est à peu près la même.

Si nous trouvons que les petits cobayes produisent plus que les gros, par unité de surface, c'est que nous avons supposé que nos animaux étaient des sphères géométriques parfaites, alors qu'en réalité rien n'est moins vrai. Pour les petites sphères, les inégalités de la surface sont bien plus importantes que pour les grandes sphères.

A la température de 24°, des petits cobayes, pesant 126 grammes en moyenne, ont donné 94 centimètres cubes (expérience CCCCXIII), alors qu'à la même température, toutes conditions égales d'ailleurs, de gros cobayes de 918 grammes n'ont donné que 63 centimètres cubes.

Sur les chiens, je n'ai fait que peu d'expériences, et elles ne sont pas tout à fait comparables.

Une chienne de 11 kilogrammes m'a donné, dans l'œuf calorimétrique, les chiffres suivants :

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	CALORIES.
	degrés.	
CCIV.	11	2 544
CCXL	12	3 456
CCXLVI	12	3 552

Ces trois expériences nous donnent en calories une moyenne de 3184, chiffre qui se rapproche de celui que M. Senator a indiqué pour des chiens, 2 530, et, plus encore, de celui que j'ai déduit des recherches de M. Wood, 3 275.

Au contraire, des petits chiens m'ont donné :

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	POIDS.	ÉCOULEMENT.	CALORIES.
	degrés.	kilog.		
XCI.	14	0,643	72	5 976
CCCXCVI.	22	1,650	70	5 810

Soit, en chiffre rond, 6 000 calories. C'est aussi le chiffre qu'avait obtenu M. Senator dans ses expériences sur deux jeunes chiens.

Nous pouvons donc regarder comme acquise, pour les cobayes et pour les chiens, aussi bien que pour les lapins, cette étroite relation entre la taille et la radiation calorique.

Tout à l'heure, dans un autre chapitre, nous établirons que, chez les animaux les plus divers, c'est encore cette loi qui domine, et nous pourrons en déduire quelques considérations générales importantes.

IV

Influence de la température extérieure.

Si les animaux se comportaient comme matière inerte, à température constante, on aurait la loi suivante, d'une sim-

plicité élémentaire : la quantité de chaleur perdue est en raison directe de la différence entre leur température et la température extérieure.

Mais il est loin d'en être ainsi ; car les animaux possèdent le pouvoir de rayonner plus ou moins, tout en conservant la même température interne. Ils peuvent régler, d'une part, leur production de chaleur, d'autre part, leur déperdition de chaleur; en sorte que, pour des températures différentes, ils rayonnent différemment.

Nous allons donc reprendre les expériences indiquées pour les lapins dans les pages précédentes; mais nous ne nous occuperons plus des poids, nous ne tiendrons compte que des températures.

Nous éliminerons les lapins de poids inférieur à 2 kilogrammes, et supérieur à $3^{kg},300$.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	ÉCOULEMENT en CENTIMÈTRES CUBES.	CALORIES par KILOGRAMME.
	degrés.		
CXLVII	— 2	11	910
CXLVIII	— 1	16	1 330
CXLIX	— 1	14	1 160
CXLV	0	20	1 660
CLIII	+ 5	33	2 800
CLVII	8	32	2 890
XII	8	27	2 140
CXI	9	41	3 400
VI	9	34	2 890
IX	9	42	3 490
CLXIV	9	42	3 490
CII	10	42	3 490
CIV	10	37	2 740
CLXIX	10	42	3 490
CLXV	10	43	3 570
XCVI	11	40	3 310
CLV	11	42	3 490
CLXXXII	11	42	3 490
CLXXXVII	11	39	3 240
CXCI	11	40	3 310
CXCVII	11	41	3 400
CXCIX	11	41	3 400
CCXXIX	11	52	4 320
XCII	12	39	3 240
CCIII	12	47	3 900
CCVII	12	46	3 820
CCIX	12	43	3 570
CCXXV	12	60	4 980
CCXXVII	12	55	4 570
CCXXXV	12	55	4 570
CCXXXVII	12	57	4 730
CCXXXIX	12	52	4 320
CCXLIX	12	46	3 820
CCLI	12	60	4 980
CCLVIII	12	48	3 990
CCLXXVII	12	41	3 400
CCLVIII	12	48	3 990
CCLIX	12	48	3 990
CCLXXXI	12	47	3 900
CCLXXXIX	12	41	3 400
XC	13	39	3 240
CCXVII	13	56	4 650
CCXVIII	13	53	4 400
CCXX	13	53	4 400
CCXXII	13	47	3 900
CCLXX	13	54	4 480
CCX	14	60	4 980
CCXII	14	54	4 480

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE.	ÉCOULEMENT en CENTIMÈTRES CUBES.	CALORIES par KILOGRAMME.
	grammes.		
CCXXIII	14	51	4 230
CCLXII	14	53	4 400
IV	14	46	3 820
CCXXXI	15	50	4 150
CCXCIX	15	43	3 570
CCCVI	15	43	3 570
CCCXXVIII	15	44	3 680
CCCXXIII	15	45	3 740
CCXC	16	47	3 900
CCXCI	16	47	3 900
CCCVII	16	48	3 980
CCCII	16	42	3 490
CCCX	16	47	3 900
CCXCIII	17	42	3 480
CCXCVIII	17	47	3 900
CCCXXXIX	18	41	3 400
CCCXL	18	45	3 740
CCCXLII	19	39	3 240
CCCLXXIII	21	33	2 800
CCCLXXV	21	40	3 320
CCCLXXVIII	21	41	3 400
CCCL	23	41	3 400
CCCLXXXVI	23	35	2 580
CCCCI	23	36	2 660
CCCCII	23	47	3 900
CCCCVI	23	35	2 580
CCCLXIX	23	31	2 570
CCCLXVI	24	34	2 500
CCCLXV	24	27	2 240
CCCLXXXII	24	38	3 150
CCCXCIII	24	40	3 320
CCCCVIII	24	24	1 990
CCCLXVIII	25	29	2 310
CCCLXIII	25	33	2 800
CCCLXIV	25	33	2 800
CCCXC	25	31	2 570
CCCCV	25	32	2 720
CCCLX	26	30	2 490
CCCCX	26	35	2 490
CCCLII	28	24	1 990
CCCLV	28	24	1 990

Si nous prenons la moyenne de tous ces chiffres, nous avons, pour les diverses températures, les données suivantes qui vont nous donner une moyenne facile à comprendre et

nous permettre de tracer la courbe de l'influence des températures extérieures sur le rayonnement.

Degrés.	Calories.	Degrés.	Calories.
— 2.	910	15.	3 735
— 1.	1 250	16.	3 820
0.	1 660	17.	3 650
+ 5.	2 740	18.	3 570
8.	2 900	19.	3 240
9.	3 320	21.	3 150
10.	3 400	23.	3 150
11.	3 490	24.	2 740
12.	4 060	25.	2 650
13.	4 150	26.	2 650
14.	4 400	28.	1 660

De ces moyennes — qui ne sont évidemment pas parfaites, car l'influence des poids des lapins joue un rôle considérable, et nous n'en avons pas tenu compte dans cette série — on peut cependant dégager une loi bien précise, que le graphique de la figure 58 démontre avec netteté : c'est que la production de chaleur varie énormément avec la température extérieure, et d'une manière toute différente de la loi de Newton[1].

Si les animaux (à température constante) se comportaient comme des objets inertes, ils rayonneraient d'autant plus que la température extérieure est plus basse. Mais il n'en est pas ainsi : quand il fait froid, ils diminuent leur rayonnement en rétrécissant leurs vaso-moteurs, de sorte que, quand la température extérieure monte de — 2° à + 14°, le rayonnement va aussi en augmentant. Il y a donc une température qui correspond à une radiation maxima de calorique ; elle est comprise entre 12°, 13° et 14° ; et, à partir de ce point, elle va graduellement en diminuant, conformément à la loi de Newton, à mesure que la température extérieure s'élève. Ces variations sont bien considérables, puisqu'elles vont presque de 1 à 5.

Ainsi, pour des températures extérieures de 12°, 13°, et 14°,

1. Le fait a déjà été indiqué par M. d'Arsonval.

des lapins de $2^{kg},500$ dégagent environ 4 100 calories, alors qu'à des températures supérieures à 25°, ils ne dégagent que 1 600 calories.

Il y a là évidemment matière à d'intéressantes applications au point de vue de la physiologie générale et de la nutrition. L'alimentation doit être absolument conformée à la température extérieure. Comme la chaleur est due à la combustion des aliments, il faut que l'ingestion des aliments se conforme à la dépense normale de calorique, et, par conséquent, il faut qu'il y ait une alimentation d'autant plus abondante que la déperdition de calorique est plus grande.

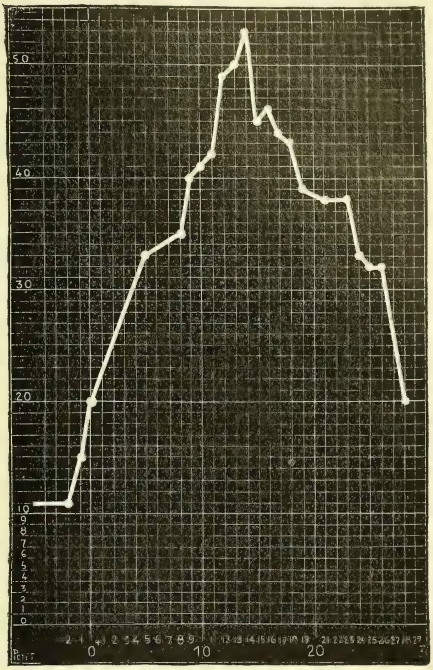

Fig. 59. — Courbe indiquant la quantité de chaleur produite en une heure par un kilogramme de lapin, suivant la température extérieure.

Sur l'ordonnée inférieure sont marquées les températures de — 2° à + 28°.

Sur l'ordonnée latérale sont indiquées les quantités de chaleur produite, représentées en centimètres cubes d'eau ($1^{cc} = 83$ cal).

On voit nettement qu'il y a pour la radiation calorique un *optimum* qui répond à 14°.

L'expérimentation physiologique donne donc cette indication hygiénique formelle : qu'il faut manger bien moins en été qu'en hiver. C'est un non-sens que de ne pas changer son régime alimentaire avec les conditions extérieures. Si les Européens sont si souvent malades dans les pays chauds, c'est qu'ils ne savent pas vivre comme les indigènes : ils devraient se résigner à manger beaucoup moins que dans les pays froids.

Quant à ce paradoxe, qu'à une température de 0° un animal dégage moins de chaleur qu'à une température de 14°, je ne puis encore me l'expliquer d'une manière bien satisfaisante, car l'hypothèse des vaso-moteurs, la seule, je crois, qu'on puisse donner, n'est pas tout à fait satisfaisante. On eut pu supposer une cause d'erreur dans l'appareil lui-même — par exemple, la condensation de l'eau expirée par le poumon, condensation qui produit du froid et qui alors tend à diminuer la production apparente de chaleur. — Si l'on admet que l'exhalation d'eau par kilogramme de lapin est de $0^{gr},50$ par heure, cette eau, se condensant sur les parois de l'appareil et évaporée ensuite par la chaleur de cet appareil, peut produire un froid qui n'est pas négligeable, même pour une si petite quantité, étant, pour $0^{gr},5$, de 268 calories. Mais on ne peut admettre, d'une part, que toute l'eau se condense sur l'appareil ; d'autre part que toute l'eau se vaporise après s'être condensée, et enfin, même en ajoutant ces 268 calories au chiffre trouvé, on ne changerait pas beaucoup le résultat final.

Il semble même que la température extérieure exerce son influence pendant un certain temps, comme si l'état d'activité du système nerveux, se réglant d'après la température, mettait un certain temps à se placer en équilibre. L'expérience suivante en est la preuve, aussi bien pour un animal qui vient d'une température élevée que pour celui qui vient d'une température basse.

Expérience CLIII. — 6 *janvier*. — La température extérieure est, dans l'étable où sont les lapins, aux environs de 0°. Elle est au contraire de 11°,4 dans la salle où se fait l'expérience. Un lapin de $2^{kg},690$ donne seulement 2 740 calories à la température de 11°,4 qui correspond au maximum calorique.

Exp. CLIV. — Le même lapin est alors placé dans l'étuve à 38°. Après un séjour d'une demi-heure environ (soit deux heures en tout, après qu'il a été sorti de l'étable), il donne 2 160 calories, chiffre encore très inférieur.

Exp. CLV. — Il reste encore une heure de plus dans le laboratoire (à 12°). Alors on prend sa calorimétrie, et on trouve un chiffre qui se rapproche de la normale : 3490.

Ces faits sembleraient prouver qu'il faut un certain temps pour que le système nerveux se mette en équilibre de production calorique avec la nouvelle température extérieure[1].

Cela explique peut-être comme quoi, pour résister au froid (c'est-à-dire perdre peu de chaleur, il vaut mieux sortir d'un appartement très chaud, à 20° par exemple, que d'une pièce à moitié froide, à 10° je suppose. En effet, à 10°, il y a un maximum de production calorique et par conséquent de déperdition. Alors l'état du système nerveux se trouve ainsi fixé pour quelque temps. Or, quand on se trouve exposé à un grand froid, si le système nerveux est réglé pour rayonner à 10°, il faut du temps pour s'établir avec un rayonnement comme celui de 0° ; tandis que, si l'on est réglé pour 20°, comme le rayonnement est à peu près le même qu'à 0°, il y a moins d'effort à faire et on se refroidit moins.

D'autres animaux que les lapins ont aussi une production de calorique variant avec la température extérieure. Voici à cet effet, les chiffres relatifs aux cobayes.

Pour des cobayes pesant entre 125 et 150 grammes, nous avons les quatre chiffres suivants :

Degrés.	
9	133
11	154
12	158
24	94

1. Une autre expérience m'a donné cependant des résultats différents ; il est vrai qu'elle a été faite sur un lapin dont le sciatique avait été piqué dix jours auparavant et qui avait des lésions trophiques à la patte (expér. CLXII) : la température de l'étable étant de 0°, celle du laboratoire de + 12°,5, immédiatement après être sorti de l'étable, il a donné 4150 calories ; trois heures après (expér. CLXIII), la température du laboratoire étant de 15°,5, il a donné 3740 calories.

Un autre lapin intact (expér. CLXIV), venu de l'étable, dont la température

Pour des cobayes pesant de 500 à 1 000 grammes, nous avons :

Degrés.		
— 1	39	
+ 10	91	Moyenne des trois expériences, 80.
11	78	
12	74	
24	63	

Chez les enfants, cette même loi se vérifie de la manière la plus formelle. En les plaçant dans mon œuf calorimétrique, j'ai obtenu les chiffres suivants, pour des poids d'enfants compris entre 6 et 9 kilogrammes[1] :

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	ÉCOULEMENT en CENTIMÈTRES CUBES.	
	degrés.		
CCCXV	18	80	
CCCLVI	18	79	
CCCXX	19	78	78,5
CCCXXII	19	76	
CCCXXIII	19	82	
CCCXXIV	20	73	74
CCCXXV	20	75	
CCCLXII	21	66	
CCCXXVI	22	66	
CCCLXXI	22	71	70
CCCXXVII	22	73	
CCCLXXI	22	71	
CCCLXXII	23,5	55	
CCCLXX	24	42	47
CCCCXIV	24	53	
CCCLXXIII	25	46	

était de 0°, a donné, la température du laboratoire étant de + 9°, 3 490 calories. Étant resté deux heures dans le laboratoire (expér. CLXV), il a donné, à 10°,5, 3 570 calories.

Ce point intéressant méritera de nouvelles recherches.

1. Ce sont les premières observations de calorimétrie directe faites sur des enfants.

Ces chiffres nous donnent les rapports suivants en calories :

Température extérieure. — degrés.				calories.
18	moyenne de	2	expériences	4 532
19	—	3	—	4 484
20	—	2	—	4 218
21	—	1	—	3 762
22	—	4	—	4 090
23	—	1	—	3 135
24	—	2	—	2 689
25	—	1	—	2 022

On voit l'influence considérable de la température extérieure sur la production de chaleur. De 18° à 25°, le rayonnement calorique augmente de près du double[1].

Ainsi, pour les enfants comme pour les lapins et les cobayes, la production de chaleur est fonction de la température extérieure. Il est même probable, d'après les chiffres donnés ci-dessus et que des expériences ultérieures auront à

1. Nous croyons devoir donner ici quelques autres observations faites sur des enfants et qui, pour une cause ou pour une autre, ne rentrent pas dans la moyenne.

Tout d'abord, deux expériences ont été faites sur une petite fille de poids plus élevé que les autres, J..., pesant 15kg,300. Mais ce poids est trop élevé pour le calorimètre, et l'échauffement était tel que l'enfant était ruisselante de sueur. C'est là une circonstance très défavorable et qui empêche de conclure. Dans un cas (expér. CCCXIII), à 15°, j'ai eu 4 090 calories, et, le lendemain à 16°, en quarante-cinq minutes, 3 135 calories (expér. CCCIV).

Dans une autre expérience, faite sans corrections thermométriques, à 26°, j'ai trouvé 3 530 calories.

Dans une autre expérience, sur un enfant dont la température était de 39°,8, j'ai trouvé, à 23°, 4 500 calories, chiffre évidemment supérieur à celui qu'on aurait dû obtenir et qui est dû à la fièvre.

Enfin, une petite fille rachitique et très souffrante qui, étant moins malade, avait 4 560 calories, a donné, dans les trois expériences des 30 mai, 2 et 3 juin, les chiffres suivants :

	degrés.	calories.
CCCXVI	19	3 949
CCCXXI	18	3 591
CCCLXXIV	19	3 534

Cette enfant est morte le 5 juin. Sa température n'a malheureusement pas été prise ; mais il est permis de supposer qu'elle était plus basse que la normale, ou du moins qu'il y a eu diminution notable dans la production de chaleur.

confirmer, lorsque la température extérieure sera plus basse, que chez l'homme, dont la peau est nue et sans fourrure, la radiation calorique dépend du milieu extérieur beaucoup plus que chez les animaux à fourrure.

V

Influence de l'espèce et du tégument.

Mes expériences ne portent malheureusement pas sur un bien grand nombre d'espèces animales. Très nombreuses sur les lapins, elles ne sont pas suffisantes en nombre sur les cobayes, chiens, chats, canards, oies, poules, moineaux et pigeons. On peut toutefois en déduire quelques considérations utiles et, en particulier, cette loi formelle que la production de chaleur est, avant tout, fonction de la taille.

Reprenons les chiffres ci-dessus indiqués. Nous avons les moyennes suivantes :

	kilog.		Température extérieure. — degrés.	calories.
Lapins	de 2,500	en moyenne,	13	4 200
Cobayes	de 0,700	—	11	6 600
Cobayes	de 0,150	—	10	12 500
Lapins	de 0,300	—	10	8 000
Enfants	de 8,000	—	19	4 000

A ces expériences déjà rapportées plus haut, ajoutons-en quelques autres pour des animaux de poids différents. Les températures sont différentes, ce qui rend la comparaison assez imparfaite. On verra cependant qu'on en peut déduire quelques faits formels [1].

1. Plusieurs des expériences rapportées ici ont été faites avec un autre récepteur calorimétrique. Elles sont marquées d'un astérisque. Pour obtenir un chiffre comparable en centimètres cubes, le chiffre obtenu expérimentalement a été multiplié par 0,6, tel étant à peu près le rapport des volumes

ESPÈCES.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	ÉCOULEMENT en CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.
		kilog.	degrés.		
Chienne**. .	CCXL	11,000	12	»	3569
Chienne**. .	CCXLVI	11,000	12	»	3569
Chien* . . .	CX	7,960	9	48	2544
Chien. . . .	CCCXCVI	1,650	22	70	5810
Chiens. . . .	XCI	643	14	72	5976
Chiens*. . .	XCIX	640	13	88	7300
Chat.	LIII	3,135	9	41	3300
Chat.	CCCCXVII	1,760	24	54	4482
Oie*.	LXXXII	3,335	15	47	3971
Oie	LXI	3,310	15	40	3320
Oie*.	C	3,270	9	43	3569
Oie	CCCCXVIII	3,160	24	42	3486
Canard*. . .	LXII	1,700	15	65	5395
Canard . . .	LVIII	1,700	15	64	5312
Canard . . .	X	1,630	10	75	6225
Canard . . .	CCCXCII	1,375	24	70	5810
Canard . . .	CCCLXXXVIII	1,350	25	57	4731
Poule. . . .	CCCLXXXIV	1,550	25	29	2407
Poule*. . . .	LXIII	1,470	15	69	5727
Poule. . . .	CCCCXXIV	960	20	64	5312
Pigeons. .	I	320	10	122	10126
Pigeons. . .	VII	320	10	136	11288
Pigeons. . .	LV	370	10	115	9175
Moineaux . .	LXIX	20	12	418	34694
Moineaux . .	LXXI	20	12	430	35690
Moineaux . .	LXXIII	20	12	457	37930

Si nous réunissons à ces expériences celles que j'ai données

respectifs de la boule et de l'autre récepteur calorimétrique. D'autres expériences encore, marquées de deux astérisques, ont été faites en plaçant l'animal dans l'œuf de cuivre. Elles ne portent, d'ailleurs, que sur des lapins et des chiens.

Il n'existe dans la science aucune observation calorimétrique sur les oies, canards, pigeons, moineaux. M. d'Arsonval a fait une expérience sur une poule, une autre sur un chat, une autre sur un cobaye ; et c'est à peu près tout ce qu'on possédait en fait de calorimétrie directe. avant les expériences que je rapporte ici.

plus haut, et si nous prenons la moyenne générale, de manière à avoir des chiffres ronds, nous pouvons en déduire les résultats suivants :

NOMBRE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES.	POIDS MOYEN.	CALORIES (MOYENNE).	OBSERVATIONS.
		kilog.		
3	Chiens.	10,000	3 200	
15	Enfants.	7,500	4 000	
4	Oies.	3,250	3 500	
1	Chat.	3,150	3 300	
1	Chat.	1,700	4 500	
1	Chien.	1,650	5 800	
5	Canards.	1,500	5 500	
1	Poule.	1,500	5 700	
5	Cobayes.	700	6 600	
3	Pigeons.	300	10 500	
3	Cobayes.	150	12 500	
3	Moineaux.	20	36 000	

De ce tableau d'ensemble, on peut déduire, dès l'abord, cette première conclusion fondamentale : c'est que la taille est la condition qui exerce l'influence prépondérante sur la production de chaleur par kilogramme. Ainsi des oies, des chats et des lapins, de même poids, dégagent à peu près la même quantité de chaleur.

Cette condition n'est pas la seule, quoiqu'elle soit la plus importante. Il y a encore l'influence du tégument. Les enfants, dont la peau est nue et sans fourrure, dégagent plus de calorique que des lapins de poids trois fois moindre.

Pour apprécier, autant que possible, l'influence de la surface sur la production de chaleur, nous pouvons appliquer à ces chiffres la méthode que nous avons employée précédemment pour des lapins de poids divers ; c'est-à-dire que nous considérerons nos animaux comme de sphères parfaites, de densité homogène et égale ; et alors, connaissant leur poids, nous connaîtrons leur surface.

Nous établissons ainsi la production de chaleur par

l'unité de surface et nous pouvons donner le tableau suivant[1] :

ESPÈCES.	RAYON.	POIDS.	SURFACE.	CALORIES		
				TOTALES.	PAR UNITÉ de poids. (kilog.)	PAR UNITÉ de surface.
		kilog.				
Chiens	13,2	10,000	2 195	32 000	3 200	14,5
Enfants	12,1	7,500	1 844	30 000	4 000	16,2
Oies	9,1	3,250	1 043	11 375	3 500	10,9
Lapins	9 »	3,100	1 021	10 290	3 320	10,1
Lapins	8,8	2,900	976	10 350	3 570	10,6
Lapins	8,6	2,700	932	9 835	3 650	10,5
Lapins	8,4	2,500	889	9 550	3 820	10,75
Lapins	8,2	2,300	841	9 165	3 985	19,9
Lapins	7,9	2,100	786	9 933	4 730	11,3
Chien.	7,3	1,650	671	9 570	5 800	14,3
Chat	7,3	1,700	671	7 650	4 500	11,4
Canards.	7,1	1,500	645	8 250	5 500	12,8
Cobayes.	5,5	700	381	4 620	6 600	12,2
Pigeons.	4,2	300	222	3 150	10 500	14,1
Cobayes.	3,35	150	141	1 865	12 500	13,2
Moineaux.	1,05	20	13,86	720	36 000	52,0

Disposant ces nombres en séries homogènes, c'est-à-dire d'après la nature du tégument, nous trouvons les chiffres suivants pour le nombre de calories produites par l'unité de surface :

PEAU NUE.

	Calories par unité de surface.
Enfants	16,2

ANIMAUX A FOURRURE MAIGRE.

Chiens	14,4

ANIMAUX A FOURRURE ÉPAISSE.

Lapins de 3,100 kilog.	10,1
— de 2,900	10,6

1. C'est là le tableau principal et qui résume le mieux toutes ces recherches.

	kilog.	Calories par unité de surface.
Lapins	de 2,700	10,5
—	de 2,500	10,75
—	de 2,300	10,9
—	de 2,100	11,3
Chat	de 1,700	11,4
Cobayes	de 700	12,2
—	de 150	13,2

OISEAUX (TÉGUMENT COUVERT DE PLUMES).

	kilog.	
Oies	de 3,250	10,9
Canards	de 1,500	12,8
Pigeons	de 0,300	14,1
Moineaux	de 0,020	52,0

Ces chiffres sont tout à fait instructifs, et ils démontrent, avec une pleine évidence, le rôle joué par le tégument dans la fonction calorique. On devra désormais, dans toutes les expériences de calorimétrie, rapporter les chiffres obtenus, non pas au poids, mais à la surface.

Même en rapportant les chiffres à l'unité de surface, les petits animaux semblent encore produire plus de chaleur (on le voit bien pour les lapins par exemple). C'est que, pour de petites sphères, les inégalités de la surface sont plus importantes que pour des sphères volumineuses ; et ce n'est que très grossièrement que l'on peut comparer un animal à une sphère parfaite.

De ces chiffres semble aussi se dégager une autre influence ; c'est celle de la nature du tégument. Les enfants, dont la peau est nue, produisent, par l'unité de surface, plus de chaleur que les animaux qui sont pourvus de fourrure.

Ainsi la production de chaleur a été pour eux de 16,2 par l'unité de surface, tandis qu'elle a été de 10, 11, 12, 14 pour les autres animaux.

Les chiens, dont la peau, sans être nue, est cependant mal pourvue au point de vue de la fourrure, dégagent beaucoup de chaleur par unité de surface : 14,3 et 14,5.

Quant aux autres animaux, à part quelques exceptions peu importantes, on peut tout à fait les ranger par ordre de taille, les plus gros produisant par unité de surface un peu moins que les plus petits. Mais alors les différences sont bien moindres que quand on prend la production de chaleur par rapport au poids.

Il semble aussi, d'une manière générale, que les oiseaux (oies, canards, pigeons) produisent, toutes conditions de poids égales d'ailleurs, un peu plus de chaleur que les mammifères : lapins, chats, cobayes.

Quant au nombre considérable de calories que donnent les moineaux par unité de surface, il doit rester tout à fait à part, à cause de la petitesse extrême de leur poids.

Notons aussi que la température propre du corps est dans un certain rapport avec la radiation calorique ; ainsi les oiseaux ont une température plus élevée que les lapins, les lapins plus que les chiens, et les chiens plus que les enfants. Donc, les températures centrales chez ces divers animaux étant respectivement à peu près de 42°, 40°, 39°,5 et 37°, cette variation de la température organique tend à contre-balancer l'influence du tégument. Plus la température élevée de l'animal entraîne une radiation intense, plus cette intensité de la radiation est empêchée par un tégument protecteur.

Il y a donc dans la nature une sorte d'équilibre qui tend à s'établir entre la température de l'animal et la force protectrice de son tégument. Plus la température est élevée, plus le tégument est protecteur, sans que l'on puisse dire si l'élévation de la température propre est alors un effet ou une cause.

Il n'y a guère que les petits animaux tout jeunes, dépourvus de fourrure au moment de la naissance, qui réalisent un ensemble de conditions défavorables au point de vue de la conservation de la chaleur. En effet, ils sont de petite taille, et ils ne sont pas protégés par une toison épaisse ; aussi sont-ils, pour ainsi dire, *couvés* par la mère qui ne peut pas les abandonner, sous peine de les voir périr de froid.

En somme, nous voyons que la production de chaleur est,

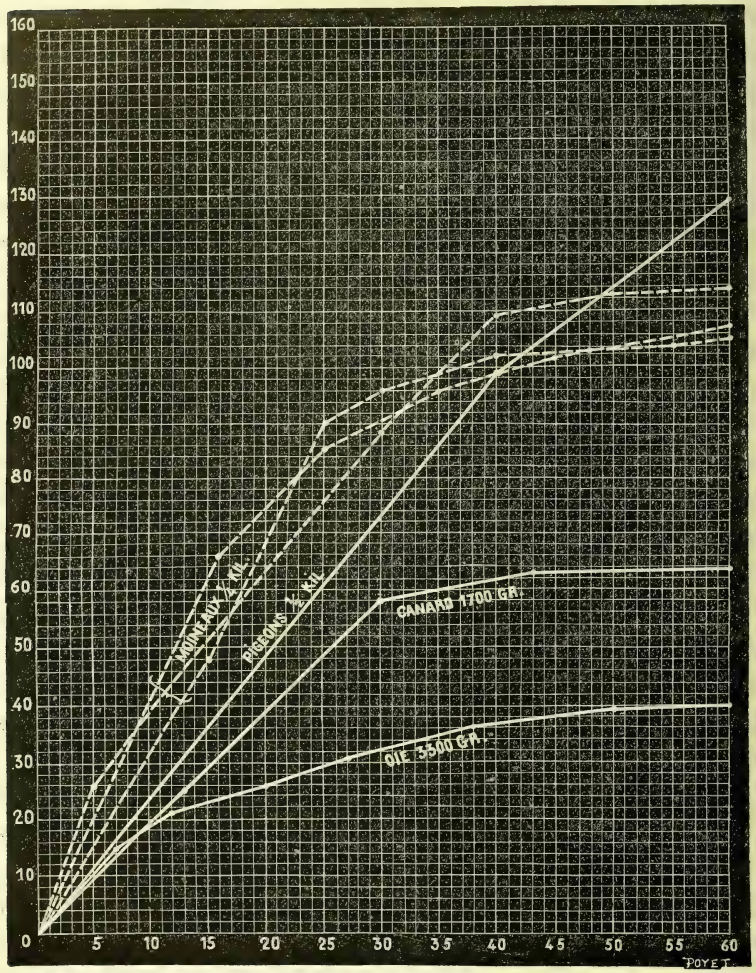

Fig. 60. — Chaleur dégagée par des oiseaux de taille différente.

Sur l'ordonnée inférieure sont indiquées les minutes. Sur l'ordonnée latérale, les centimètres cubes indiquent la quantité d'eau écoulée, par conséquent la chaleur dégagée. 1 centimètre cube = 83 calories. Les points qui interrompent la courbe indiquent les moments où la mensuration a été faite.

Les pigeons pesaient 325 grammes en moyenne, et les moineaux 20 grammes en moyenne.

La courbe se rapporte à 1 kilogramme d'animal pour l'oie et le canard ; à 500 grammes pour les pigeons, et à 250 grammes pour les moineaux.

On voit que la production de chaleur est absolument fonction de la taille ; les oiseaux produisant, par kilogramme, d'autant plus de chaleur qu'ils sont plus petits.

sur un animal normal, sous la dépendance des trois conditions

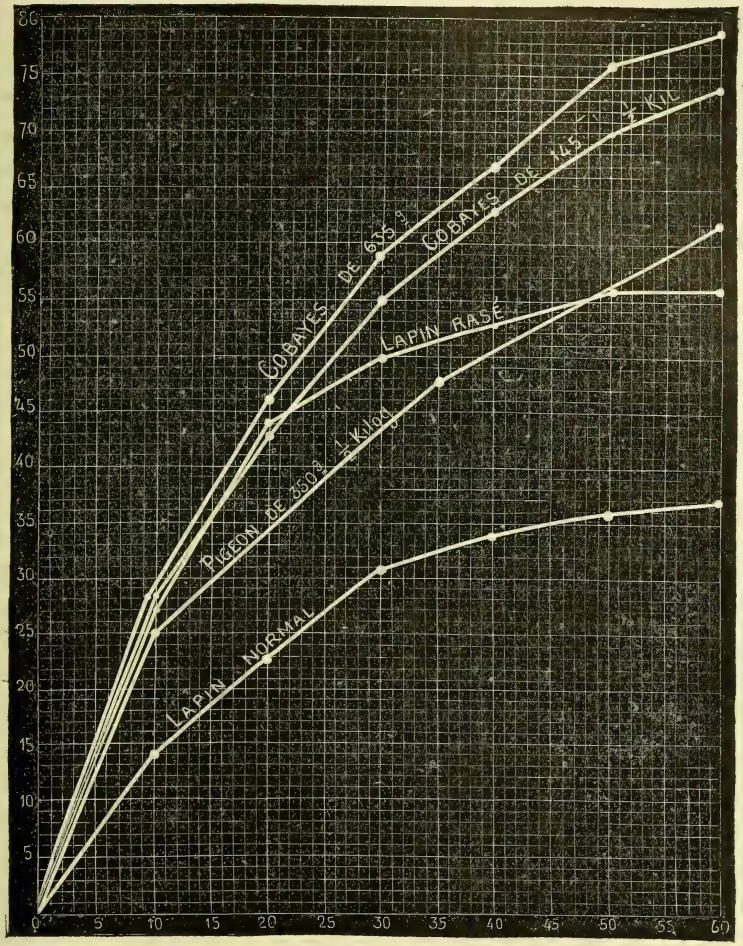

Fig. 61. — Mêmes indications que pour les figures précédentes.

Lapin rasé, moyenne de trois expériences (XLII, L et LIV). — Lapin normal, moyenne de six expériences (VI, IX, XII, XXI, XXIX et XLIV). — Pigeons de 350 grammes, moyenne de quatre expériences (I, LVI, VII et XIX). — Cobayes de 635 grammes, moyenne de quatre expériences (XXXIX, XL, XLIII et XLII). — Cobayes de 145 grammes, moyenne de trois expériences (LVII, XIII, XXIII). — Pour ces derniers. la quantité de chaleur est rapportée à 500 grammes, et non à 1 kilogramme.

suivantes : 1° la surface de l'animal (ce qui signifie que, moins son volume est considérable, plus sa surface est relativement

étendue) ; 2° la température extérieure ; 3° l'état du tégument, la radiation calorique étant d'autant moins grande que la toison est plus épaisse.

Ces faits sont dans leur ensemble connus depuis longtemps ; ils n'en sont pas moins importants à établir ; car ils montrent à quel point toutes les parties de l'organisme vivant sont liées les unes aux autres par une solidarité étroite; la consommation chimique des tissus dépendant du milieu extérieur et de la surface tégumentaire.

VI

De quelques conditions qui modifient la production de chaleur.

Nous allons donner rapidement quelques indications sur diverses influences qui modifient la production de chaleur.

Une des plus importantes, c'est l'état du tégument. Ainsi qu'on devait s'y attendre, quand le tégument est rasé, la production de chaleur est beaucoup plus grande.

Nous avons précédemment démontré que les lapins complètement rasés ont une température légèrement inférieure à celle des lapins dont la fourrure est intacte[1]. Cette différence est d'un demi-degré environ : les lapins rasés ayant 39°,2, alors que les lapins non rasés ont 39°,7. Nous avons remarqué, en outre, que les lapins rasés mangent beaucoup plus que les autres, comme si, pour suffire à une déperdition de calorique plus abondante, ils devaient consommer une plus grande quantité d'aliments.

Cette loi s'est trouvée confirmée par une bien intéressante observation que nous avons pu faire, avec M. R. Dubois, au

1. *Revue scientifique*, 1884, 2e sem., p. 303. — Voyez aussi la figure donnée précédemment (fig. 60, p. 200).

laboratoire du Havre. Il s'agissait d'un lapin présentant une curieuse monstruosité. Sa peau était dépourvue de poils. Or cet animal était d'une voracité extraordinaire, à ce point que le garçon de l'aquarium le disait *atteint du ver solitaire*. Malheureusement la température de ce lapin à peau nue n'a pas été prise. (Il mourut le lendemain de notre arrivée au laboratoire.)

En outre, les lapins rasés diminuent de poids constamment, alors que, dans les mêmes conditions, les lapins non rasés augmentent constamment de poids.

Il y a donc là quatre phénomènes corrélatifs : les lapins rasés mangent plus que les autres ; ils diminuent constamment de poids ; ils ont une température plus basse ; ils perdent plus de chaleur.

Je donnerai quelques chiffres au sujet de la perte de poids des lapins rasés.

	kilog.	
26 octobre	2,400	Rasé ce même jour.
27 —	2,400	
28 —	2,415	
3 novembre	2,350	
5 —	2,252	
12 —	2,326	
28 —	2,125	Rasé de nouveau.
6 décembre	2,305	Le poil commence à repousser.
23 —	2,475	
26 janvier	2,480	

On voit que le fait d'être rasé, s'il n'a pas fait perdre finalement beaucoup de poids, au moins a empêché la croissance de l'animal.

Deux jeunes lapins d'une même portée sont mis en comparaison ; l'un pesant $1^{kg},520$, l'autre pesant $1^{kg},508$. Au bout de onze jours, celui qui a été rasé a augmenté de 165 grammes ; l'autre, non rasé, a augmenté de 372 grammes.

D'autres expériences analogues, que je ne rapporte pas ici, ont été faites, et elles donnent le même résultat.

Au point de vue de la production de chaleur, avant d'opérer avec mon calorimètre à siphon, j'avais constaté que le rayonnement était plus grand pour les lapins rasés. Ayant placé un lapin devant un réflecteur en cuivre poli, concave, qui concentre les rayons calorifiques sur la boule d'un thermomètre de Leslie, j'ai trouvé que le rayonnement d'un lapin normal faisait dévier le thermomètre de 4,5; tandis qu'un lapin rasé le faisait dévier de 8,5. Le lendemain, un lapin normal donnait une déviation de 3,5, et un lapin rasé de 7,5.

Pour les expériences de calorimétrie, voici les chiffres calorimétriques trouvés avec un récepteur calorimétrique différent de la boule (couveuse de M. d'Arsonval).

LAPINS NORMAUX

	calories.
Expérience III.	2 990
— IV.	3 490
— V	2 990
— XVI.	2 990
MOYENNE. . . .	3 115

LAPINS RASÉS

	calories.
Expérience LXVIII.	5 930
— XCV.	5 180
MOYENNE. . .	5 555

Dans les expériences faites avec la boule, les calories produites ont été :

LAPINS RASÉS

	calories.	Température extérieure. — degrés.
Expérience XLII	4 320	»
— L	4 070	8
— LIV	5 480	6

La moyenne de ces trois expériences nous donne le chiffre

de $4^{kg},620$, chiffre supérieur à celui que donnent des lapins du même poids à ces températures.

Je n'ai, d'ailleurs, pas d'autres expériences à donner sur ce point; car le fait est très simple et trop évident pour mériter une longue étude.

Si, au lieu de raser des lapins, on les enduit d'huile de lin ou de vernis, on observe aussi une déperdition calorique plus abondante, et, comme l'ont constaté divers auteurs, on les voit se refroidir assez vite pour que la mort soit vraisemblablement attribuable au froid[1].

L'expérience suivante en donnera un exemple :

Un lapin, ayant une température de 39°,6, est recouvert, à neuf heures, d'huile de lin. A deux heures, sa température est à 36°,8. Malgré cet abaissement notable, il donne alors 4570 calories. Le lendemain matin, sa température est de 22°,8 ; il est mourant, et la rigidité cadavérique survient presque immédiatement.

Les lapins huilés perdent rapidement de leur poids. Ainsi, pour en citer un exemple tout à fait remarquable : un lapin huilé le 8 décembre et pesant $3^{kg},270$ pesait le 9 décembre $2^{kg},640$; ce qui fait une diminution de poids de 630 grammes, c'est-à-dire de 19 p. 100 en vingt-quatre heures. Malgré cela, la quantité de chaleur produite, ou perdue, a été considérable, soit (exp. LXXVI) de 5560 calories, chiffre tout à fait anormal pour un lapin pesant plus de 3 kilogrammes. Dans une autre expérience, la perte en calories a été de 4900 calories pour un lapin incomplètement enduit d'huile (exp. XCIV), et, dans une autre (exp. LXV), de 4650 calories.

En effet, si l'on veut conserver des lapins couverts d'huile, il ne faut pas enduire tout le poil; car alors ils meurent rapidement. Quoique incomplètement enduits, ils perdent de leur

1. Voyez la bibliographie afférente à cette question dans mon article PEAU, du *Dictionnaire de médecine et de chirurgie prat.*, p. 369.

poids, ou du moins n'augmentent pas, comme l'indiquent les chiffres suivants :

	kilog.
4 décembre	2,820
13 —	2,830
18 —	2,800
30 —	2,800
13 janvier	2,830
18 mars	2,810

Sur un autre jeune lapin, pesant, le 13 février, $1^{kg},465$, on fait incomplètement une imbrocation d'huile qu'on renouvelle le 23 février.

Le 14 mars, il pèse $1^{kg},970$, tandis qu'un lapin de la même portée qui, le 13 février, pesait $1^{kg},455$, pesait, le 14 mars, $2^{kg},270$.

Ici encore, nous trouvons une relation entre la production de chaleur et de poids. Les animaux qui perdent beaucoup de calorique, par suite d'une disposition quelconque de leur tégument, ne peuvent pas augmenter de poids. Ils consomment vraisemblablement plus d'aliments, plus d'oxygène, leur dénutrition est beaucoup plus active, alors que leur assimilation est inférieure à ce qu'elle est chez des animaux normaux.

J'ai étudié aussi l'influence des aspersions d'eau froide sur le tégument, et j'ai pu constater qu'un lapin mouillé et trempé dans l'eau froide, non seulement dégage plus de chaleur quand il est mouillé ; mais encore, quand il a été séché, continue à en dégager des quantités plus considérables. Les choses se passent comme si, pour résister à la déperdition plus grande de calorique, son système nerveux avait ordonné une production plus grande de chaleur, production qui se prolonge au delà du temps que dure la déperdition exagérée de calorique[1].

1. M. d'Arsonval a donné cette même expérience (*Bull. de la Soc, de Biol.*,

Un lapin (exp. LXXXVII et LXXXVIII) ayant donné 3 690 calories a été mouillé, puis séché soigneusement ; puis sa calorimétrie a été déterminée, et elle a été alors de 4 390. Un autre lapin, mouillé, puis séché, a donné 4 480 calories (exp. LXVII).

J'ai aussi cherché à voir si un jeune lapin, successivement mouillé pendant plusieurs jours, présenterait une diminution de poids quelconque. Les effets n'ont été appréciables qu'au début, alors qu'il était tout à fait jeune ; plus tard, il n'y a pas eu, sous l'influence de ces douches quotidiennes, d'effet appréciable sur sa nutrition. Voici les poids observés sur ce lapin mouillé, comparés aux poids d'un lapin normal de la même portée :

	Lapin mouillé.	Lapin normal.
	kilogr.	kilogr.
13 février	1,410	1,455
14 —	1,420	1,508
16 —	1,425	1,625
18 —	1,465	1,720
20 —	1,579	1,700
23 —	1,755	1,830
27 —	1,825	1,910
3 mars	1,935	2,025
12 —	2,105	2,305
14 —	2,040	2,270
25 —	2,290	2,310

On voit que ces bains répétés n'ont guère eu d'influence sur le poids de ce lapin que dans les premiers jours, lorsque l'animal était tout jeune, ou peut-être non habitué encore à ce régime. Dans des expériences ultérieures, je soumettais quotidiennement des lapins à des affusions d'eau froide. Deux lots de six lapins chacun ont en un mois augmenté de la même manière; un de ces lots servant de témoin, l'autre lot au contraire était chaque jour soumis à des affusions froides.

27 décembre 1884, p. 766), qu'il avait faite il y a longtemps, mais que j'ignorais, quand je l'ai indiquée, dans la séance du 13 décembre 1884. C'est une expérience importante, et qui mérite assurément d'être répétée.

Il était assez intéressant d'étudier l'influence de la couleur du tégument. Voici quelques expériences à cet égard :

Lapin blanc : Poids, 2kg,310. (Exp. CCCCXIX.)	Lapin gris : Poids, 2kg,310. (Exp. CCCCXX.)	Température extérieure.
calories.	calories.	degrés.
2 990	3 650	22

Soit, la chaleur fournie par le lapin blanc étant de 100, celle fournie par le lapin gris a été de 122.

Lapin blanc : Poids, 2kg,290. (Exp. CCCCXXI.)	Lapin noir : Poids, 2 kilog. (Exp. CCCCXXII.)	Température extérieure.
calories.	calories.	degrés.
2 570	3 320	20

Soit, la chaleur fournie par le lapin blanc étant de 100, celle fournie par le lapin noir a été de 130.

Lapin blanc : Poids, 2kg,150. (Exp. CCCCXXVII.)	Lapin gris : Poids, 2kg,460. (Exp. CCCCXXVI.)	Température extérieure.
calories.	calories.	degrés.
3 490	4 070	19

Soit, la chaleur fournie par le lapin blanc étant de 100, celle fournie par le lapin gris a été de 116.

Lapin blanc : Poids, 2kg,120. (Exp. CCCCXXVIII.)	Lapin noir : Poids, 2kg,300. (Exp. CCCCXXIX.)	Température extérieure.
calories.	calories.	degrés.
3 400	3 960	

Soit, la chaleur fournie par le lapin blanc étant de 100, celle qu'a fournie le lapin noir a été de 116.

Lapin blanc : Poids, 2kg,200. (Exp. CCCCXL.)	Lapin noir : Poids, 2kg,300. (Exp. CCCCXLI.)	Température extérieure.
calories.	calories.	degrés.
2 570	2 870	25

Soit la chaleur fournie par le lapin blanc étant de 100, celle qu'a fournie le lapin noir a été de 109.

Ainsi, dans ces cinq expériences, les lapins blancs ont notablement moins dégagé de chaleur que les lapins gris ou les lapins noirs. Cela, du reste, pouvait être prévu *a priori;* car les objets blancs rayonnent moins que les objets noirs.

On peut aussi remarquer que dans les pays froids le pelage des animaux est blanc, tandis qu'il est noir et coloré dans les pays chauds. Le soleil, qui tend à développer le pigment, tend en même temps à faciliter le rayonnement calorique.

Quelques expériences ont aussi été faites sur l'électrisation.

J'ai montré, dans des recherches antérieures[1], que les animaux électrisés, par exemple les chiens, augmentent énormément de température et qu'on pouvait, dans ces conditions, la porter à 42°, 43° et même 45°. M. Rosenthal[2] a objecté à ces expériences qu'il ne s'agissait probablement pas uniquement d'un accroissement de chaleur, mais aussi d'une moindre déperdition, par suite d'un spasme des vaso-constricteurs. Cette hypothèse est bien peu vraisemblable; car les animaux électrisés ont une respiration extrêmement fréquente, une haleine brûlante et la peau très chaude : ce qui ne concorde guère avec un amoindrissement dans le rayonnement calorique. Néanmoins, il était indispensable de faire l'épreuve calorimétrique directe.

Voici le résultat de ces expériences :

Deux lapins normaux étaient placés simultanément chacun dans une des boules, et, comme ils étaient de poids égal et que la température extérieure était égale pour les deux, les conditions sont absolument comparables. Si l'on suppose la chaleur dégagée par le lapin normal égale

1. *Bulletin de l'Académie de médecine*, 1881, n° 34.
2. Hermann's *Handbuch der Physiologie*, t. IV, 2e partie, p. 328.

à 100, la chaleur dégagée par le lapin électrisé a été de :

Expériences	CCXCVII et CCXCVIII	138
—	CCXCIX et CCC	114
—	CCCIII et CCCIV	145
—	CCCV et CCCVI	109
—	CCCIX et CCCX	107
—	CCCXXXVI et CCCXXXVII	131

Par conséquent, comme moyenne de ces six expériences, la chaleur d'un lapin normal étant de 100, la chaleur d'un lapin électrisé est de 124.

En chiffres calorimétriques la chaleur dégagée par ces six lapins normaux a été de 3 490 calories en moyenne, tandis que la chaleur des six lapins électrisés a été de 4 320 calories.

Ainsi l'électrisation dégage de la chaleur, soit par combustion intra-musculaire, soit par stimulation du système nerveux. Il faudra étudier l'influence sur le dégagement de chaleur non plus d'excitations électriques faibles et répétées à de courts intervalles, mais de fortes excitations électriques uniques [1].

VII

Influence de quelques substances toxiques sur la production de chaleur.

Ces expériences sont malheureusement trop peu nombreuses; on pourrait cependant les varier et les multiplier presque à l'infini; mais cette étude calorimétrique est plutôt l'indication d'un procédé d'étude qu'une étude complète sur tout ce qu'on pourrait faire. Il semble que ce soit un moyen mis à la portée des expérimentateurs, qui pourront ainsi faire

1. Les lapins électrisés dans ces expériences étaient excités par des courants d'induction répétés (une pile Grenet n° 5 de la bobine, 50 excitations par seconde) pendant une minute, toutes les dix minutes à peu près. Un des pôles était appliqué au cou; l'autre, à une des pattes postérieures.

des recherches fructueuses, plutôt que l'ensemble de toutes les expériences qui pourraient être tentées. Autrement dit, quand on fera l'étude de telle ou telle substance, il faudra, en même temps que la température de l'animal expérimenté, étudier son dégagement calorique. Je ne puis ici donner que quelques indications élémentaires [1].

M. Laborde [2] a montré que la cocaïne élève la température générale du corps. Il était intéressant de chercher si cette élévation est due à une production plus forte ou à une déperdition moindre.

L'expérience a été très nette.

La quantité de chaleur dégagée par un lapin à qui on a administré de la cocaïne a été de 4 320, moyenne de six expériences. Or, pour un lapin pesant $3^{kg},200$, la quantité normale de chaleur est d'à peu près 3 320 calories [3].

Voici le détail de ces expériences :

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	JOURS de L'EXPÉRIENCE.	POIDS de L'ANIMAL.	QUANTITÉ de COCAÏNE INJECTÉE.	MOMENT de L'EXPÉRIENCE.	ÉCOULEMENT en CENTIM. CUBES.	CALORIES.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.
		kilog.	gr.				degrés.
CXVIII . . .	1er	3,320	0,025	30 m. après.	59	4 900	9
CXX.	2e	3,240	0,03	30 m. après.	56	4 650	9
CXXI. . . .	3e	3,200	0,04	30 m. après.	45	3 740	7
CXXVI. . . .	5e	3,200	0,05	45 m. après.	61	5 160	8
CXXXI. . . .	6e	3,185	0,06	30 m. après.	50	4 150	10
CXXXII. . .	6e	3,185	»	3 h. après.	44	3 650	11

Dans d'autres expériences, avec un autre récepteur calo-

1. J'ai cherché à savoir si les injections sous-cutanées non médicamenteuses ni toxiques modifiaient le dégagement de chaleur ; le résultat a été peu marqué. La chaleur d'un lapin normal étant de 100, celle d'un lapin qui avait reçu 10 grammes d'eau en injection sous-cutanée a été de 84 (Exp. CCCCXXXII et CCCCXXXIII).

2. *Bulletin de la Société de Biologie*, 1884, p. 750.

3. Ce même lapin, huit jours après ces expériences, a donné 3 490 calories.

rimétrique, j'ai trouvé pour le même lapin des chiffres corrélatifs : expérience CXXII, injection de $0^{gr},03$, 3 740 calories; expérience CXXVII, injection de $0^{gr},04$, 4 730 calories.

Je ferai aussi remarquer la diminution rapide du poids de l'animal. Quoique sur les lapins on voie souvent des oscillations de poids considérables, une diminution de 135 grammes en six jours est assez notable. On comprend bien la raison de cette diminution de poids. Si l'alcaloïde de la coca provoque une dénutrition active, il doit s'ensuivre, en même temps qu'une élévation de température, un certain amaigrissement, puisque c'est aux dépens des tissus que se fait cette production de chaleur exagérée. La cocaïne est donc une substance qui *donne la fièvre,* qui accélère les fonctions chimiques des tissus par une stimulation du système nerveux. Elle agit comme la piqûre du cerveau, et, quoique le mécanisme soit bien différent, au fond il s'agit toujours d'une stimulation du système nerveux, lequel accélère les fonctions chimiques [1].

D'ailleurs, d'une manière générale et sans avoir de preuves absolument démonstratives pour établir une loi rigoureuse, il m'a toujours paru que la quantité de chaleur produite était en rapport avec la température organique. Autrement dit : quand une substance élève la température, elle élève en même temps la production de chaleur. Quand une substance abaisse la température, elle diminue la production de chaleur. La théorie des vaso-moteurs et de leur influence calorifique est sans doute vraie dans ses lignes générales; mais, pour un grand nombre de cas, ce qui détermine le plus ou moins de chaleur, ce n'est pas le plus ou moins de déperdition, c'est la quantité de production. La cocaïne, qui augmente la production, augmente la déperdition. On peut donc approximative-

1. Un chien qui, à l'état normal, m'avait donné (Exp. CX) 4 070 calories, m'a donné, après l'injection de 8 centigrammes de cocaïne (Exp. CXIV), 5 790, chiffre tout à fait considérable, qui est en rapport avec l'élévation de sa température interne, laquelle était de 38°,9 avant l'expérience, et qui, une heure et demie après, était de 41°,6.

ment savoir, par la température interne, la quantité de chaleur produite; puisque, le plus souvent, quand la chaleur baisse, c'est que la quantité de chaleur produite diminue; quand la température monte, la quantité de chaleur produite augmente en même temps que la radiation calorique.

J'ai essayé aussi l'action du chloroforme, non pas au point de vue de ses effets après inhalation, mais après des injections sous-cutanées de cette substance.

On sait, depuis les recherches de M. Bouchard et de M. Laborde, que l'injection de chloroforme à des lapins provoque une sorte de maladie ou d'empoisonnement chronique de l'animal, et que les effets sont bien différents de l'inhalation anesthésique.

J'ai étudié l'action immédiate de ces injections chloroformiques.

Quand on injecte du chloroforme (de $0^{gr},4$ à $1^{gr},2$) on n'observe guère que des effets locaux. En particulier, quand on l'injecte dans le nerf sciatique, les effets sont fort intéressants : l'animal témoigne d'une vive douleur quand on lui fait l'injection; une minute ou une demi-minute après, la patte est complètement paralysée, à la fois du mouvement et de la sensibilité. L'animal marche en laissant traîner sa patte. Par suite de la paralysie des extenseurs, c'est la face supérieure de la patte qui appuie sur le sol, et non plus, comme à l'état normal, la face plantaire. Il ne semble pas d'ailleurs que l'animal soit bien malade, car il continue à manger et semble se bien porter [1].

Le lendemain, la patte est œdémateuse, chaude, non douloureuse par suite de l'anesthésie, et complètement paralysée.

Au bout de cinq ou six jours, on observe des phénomènes trophiques : ulcération des orteils, durcissement de la peau, œdème persistant. La paralysie persiste très longtemps. Au

1. Mes expériences ont porté sur des lapins de plus de $2^{kg},400$.

bout de trois mois elle n'a pas disparu. Les phénomènes trophiques d'ulcération et d'œdème sont remplacés par de l'atrophie et de l'amaigrissement.

En somme, dans le nerf sciatique l'injection de chloroforme a les mêmes effets, à peu près, que la section du sciatique, avec des phénomènes ulcératifs plus rapides, comme si, conformément à l'opinion de M. Brown-Séquard, l'excitation du nerf amenait plus rapidement des troubles de nutrition que la section de ce nerf.

Au point de vue calorimétrique, voici quels ont été les résultats de ces injections de chloroforme :

		calories.
Expérience	CXXX. Injection de 1gr,5, une demi-heure après .	5 060
—	CXXXVIII. Injection de 1 gr., un quart d'heure après.	4 400
—	CXXXIX. Injection de 8 gr., une demi-heure après.	3 490
—	CXL. Même animal, deux heures après.	2 740
—	CXLI. Même animal, le lendemain.	2 740
—	CXLII. Même animal, le surlendemain	2 320
—	CLVI. Injection de 1 gr., une demi-heure après.	3 070
—	CCXVI[2]. Injection de 0gr,6, un quart d'heure après.	5 480

Ces expériences nous montrent que les effets du chloroforme varient avec la dose et le moment où l'on en étudie les effets. A la dose de 1 gramme environ, injecté dans le nerf sciatique, le chloroforme produit une notable augmentation de chaleur (exp. CXXX, CXXXVIII, CCXVI). Il semble qu'il y ait une stimulation du système nerveux, stimulation analogue à celle que nous observerons en étudiant la piqûre du cerveau.

Le chloroforme ainsi injecté dans les tissus est absorbé avec une lenteur assez notable, de sorte que, même avec de fortes doses, on n'observe guère de phénomènes généraux immédiats. Le lapin de l'expérience CXXXIX, une demi-heure après l'injection de la forte dose de 8 grammes de

1. Simultanément un autre lapin vivant, pris comme terme de comparaison, a donné 4 650 calories, soit, si l'on rapporte à 100 la chaleur du lapin normal, celle du lapin injecté au chloroforme a été de 118.

chloroforme, donnait encore un nombre de calories presque normal. Sa température, à la fin de l'expérience calorimétrique, était de 38°; mais, deux heures après, la production en calories était notablement diminuée, puisqu'il ne produisait plus que 2 740 calories. Le lendemain l'animal vivait encore, très malade, tremblant, titubant, et sa température était de 33°,8. Il n'a cependant produit que 2 740 et 2 320 calories.

On ne peut donc attribuer l'abaissement de la température, dans le chloroforme, à une déperdition de chaleur exagérée; la cause en est dans une production moindre. De même que la cocaïne, qui élève la température, élève la déperdition de chaleur, de même le chloroforme (à forte dose), qui abaisse la température, diminue la déperdition de chaleur.

J'ai cherché à voir alors si des substances irritantes, comme les essences, portées directement sur le nerf sciatique, auraient des effets stimulants analogues. Voici ces expériences :

Exp. CLVIII. Injection de 0gr,5 d'essence de thym; une demi-heure après, 4 480 calories[1].

En prenant comme terme de comparaison des lapins intacts placés dans la boule calorimétrique voisine, nous trouvons les résultats suivants :

	Calories.	Rapport au lapin normal.	Température extérieure.
	—	—	— Degrés.
Exp. CCX et CCXI. — Injection de 1 gramme d'essence de thym .	4 650	94	14
Exp. CCXII et CCXIII. — Mêmes animaux, une heure après . . .	4 150	93	14
Exp. CCXIV et CCXV. — Injection de 1 gramme d'essence de thym, une heure après.	3 570	100	12,5
Exp. CCXXIV et CCXXV. — Injection de 0gr,2 d'essence de thym.	4 900	99	12
Exp. CCCCXXXVI et CCCCXXXVII. — Injection de 1 gramme d'essence de lavande	3 150	97	23

1. Ce même lapin, une heure auparavant, avait donné 3 490 calories.

	Calories. —	Rapport au lapin normal. —	Température extérieure. — Degrés.
Exp. CCCCXLII et CCCCXLIII. — Injection de 2 grammes d'acide acétique	2 240	76	27
Exp. CCCCXLIV et CCCCXLV. — Mêmes animaux, deux heures après.	1 830	82	27

On ne peut donc guère conclure de ces expériences, sinon que l'injection d'essence est moins favorable pour produire de l'hyperthermie que l'injection de chloroforme. Il y a peut-être même une diminution dans la production du calorique.

Il est possible, d'ailleurs, que les effets de stimulation thermique soient différents suivant la température extérieure. Les phénomènes physiologiques sont souvent d'une complication extrême, et celui-là en particulier; de sorte que l'on devrait, pour conclure rigoureusement, répéter ces expériences à des températures différentes [1].

VIII

Influence du système nerveux central sur la production de chaleur.

La dernière partie de ces observations calorimétriques est aussi la plus longue et la plus difficile. Il s'agit de rendre compte des expériences nombreuses que j'ai faites sur la chaleur produite par les piqûres, les cautérisations et les traumatismes du cerveau [2].

1. Je noterai pour mémoire qu'après une injection d'urine concentrée, injection qui a été extrêmement douloureuse (exp. CLXVI), un lapin m'a donné 4 320 calories. Le lendemain, sa température était de 40°,7; il a donné 4 400 calories (exp. CLVII). Ce même lapin, avant l'injection, avait donné (exp. CLXIV et CLXV) 3 490 et 3570 calories.

2. Voyez notre première publication à ce sujet, du 31 mars 1884, *Comptes*

J'établirai d'abord que la piqûre du cerveau détermine une élévation de température; en second lieu, je prouverai que cette hyperthermie coïncide avec une production exagérée de calorique.

Hyperthermie produite par la piqûre du cerveau. — En 1837, un médecin anglais, Brodie, publia un cas de lésion de la moelle cervicale, suivie d'une élévation de température considérable, 43°,9 [1]. Des cas analogues ont été signalés par Billroth, qui vit une température de 42°,2, après une fracture de la sixième vertèbre cervicale; par Simon, qui vit la température s'élever à 44°; par Frerichs qui, après une fracture des cinquième et sixième vertèbres cervicales, vit une température de 43°,8; par Weber, Fischer, Quinke et Nieden [2].

Ainsi la blessure de la moelle épinière, surtout dans la région cervicale, peut, dans certains cas, provoquer une hyperthermie générale considérable.

rendus de l'Acad. des sc., 1884, t. XCVIII, p. 826. D'autres faits ont été ensuite publiés par moi sur le même point. *Comptes rendus de l'Ac. des sc.*, 13 avril 1885, t. C. p. 1021, et *Bulletin de la Société de biologie*, 29 mars 1884, p. 189; *ibid.*, p. 209, 655, 707, et 1885, *ibid.*, p. 2.

Je tiens surtout à rappeler la première date de la publication, 31 mars 1884; car l'expérience de l'hyperthermie provoquée par la piqûre du cerveau a été répétée récemment, en Allemagne, par MM. Aronsohn et Sachs, sans qu'ils aient eu vraisemblablement connaissance de mes recherches, dans le laboratoire de M. Kronecker, à Berlin (*Ver. der Phys. Ges. zu Berlin*, 31 octobre 1884; in *Arch., für Physiolog.*, 1885, p. 166, et *Verein für Innere Medizin*, Berlin, 15 décembre 1884; in *Deutsche Medic. Zeitung*, n° 103, p. 621, 25 décembre 1884).

Ces physiologistes ont vu que la piqûre du cerveau, au niveau de la confluence des sutures sagittales et coronaires, à droite ou à gauche du sinus longitudinal, élevait d'une manière permanente la température des lapins ou des chiens.

Je donnerai, dans le cours de ce travail, de nombreux exemples de faits analogues que j'ai vus et publiés avant MM. Aronsohn et Sachs.

Il y a donc, ce semble, quelque injustice à mettre au même rang les travaux de MM. Aronsohn et Sachs et les miens, car leurs expériences n'ont fait que confirmer les miennes. Certes ils en ignoraient l'existence; mais cette ignorance ne donne pas, que je sache, droit à la priorité ni même à l'égalité.

1. Hermann's *Handbuch der Physiologie*, t. IV, 2e part., p. 436, et Lorain, *Études de médecine clinique*, t. I, p. 499.

2. Cités par Rosenthal et Lorain, *loco citato*. Je ne mentionne pas le cas de

Expérimentalement on a pu réaliser ce même phénomène. M. Fischer a vu la piqûre de la moelle cervicale augmenter la température de 1°,7; mais ce sont surtout MM. Naunyn et Quincke qui ont fait sur des chiens des expériences démonstratives à cet égard. L'expérience suivante [1] peut servir de type :

« A un chien, dont la température est de 40°, on fait, le « 10 mai, l'écrasement de la moelle cervicale; sa température « monte en cinq heures à 41°,7; le lendemain, elle est de « 42°,3. »

MM. Bruck et Gunter [2], M. Tscheschischin [3], M. Lewizky [4], M. Schreiber [5], M. Küssner [6], M. Peyrani [7], ont étudié l'influence des lésions du mésocéphale sur la production de chaleur et sur la température; tous ils ont vu que la piqûre du bulbe et du mésocéphale provoque souvent de l'hyperthermie.

Mais si l'accord existe au point de vue de la température, au point de vue de la production de chaleur les résultats sont tout à fait discordants, ainsi que le reconnaît M. Rosenthal [8].

Il résulte des nombreuses expériences faites par les auteurs dont j'ai rapporté plus haut les noms, que les destructions ou les piqûres du mésocéphale exercent une influence considérable sur la température du corps. Après la section du pont de Varole sur un lapin, MM. Bruck et Gunter ont vu 42°,5; sur un veau, après ablation de la couche optique gauche, M. Peyrani a vu la température périphérique monter de 3°,2. Sur deux chiens, la température périphérique, d'après

M. Teale, qui paraît fort contestable, puisqu'il s'agit d'une température de 50°,6.

Plus récemment, M. Breadbury, dans un cas de paraplégie cervicale, a observé des oscillations remarquables de la température qui variait entre 35° et 42° (*Brit. med. Journ.*, 1885, 2e sem., p. 66).

1. Citée par Lorain, *loco citato*, p. 509.
2. *Arch. de* Pfluger, t. III, p. 578.
3. *Arch. für Anat. und Physiol.*, 1866, p. 151.
4. *Arch. de* Virchow, t. XCVII, p. 357.
5. *Arch. de* Pfluger, t. VIII, p. 576.
6. *Centralblatt für die med. Wiss.*, 1867, p. 821.
7. *Biologisches Centralblatt*, 1881, t. I, p. 330.
8. Hermann's *Handbuch*, t. IV, p. 442.

le même auteur, a monté de 4°,6, après lésion des couches optiques.

Les seules expériences faites sur le cerveau proprement dit (hémisphères cérébraux) sont de MM. Tscheschischin, Eulenburg et Landois [1] et de M. Schreiber.

D'après M. Tscheschischin, il y a dans le cerveau des centres modérateurs, et l'ablation du cerveau élève la température; car on supprime ainsi les actions modératrices qui, siégeant dans l'écorce du cerveau, agissent sur la moelle cervicale, de manière à ralentir les combustions chimiques calorigènes. Ainsi, d'après ce savant, dont l'opinion est adoptée par M. Wood, et, avec quelque réserve, par M. Rosenthal, la moelle est l'appareil producteur de la chaleur, et le cerveau est l'appareil modérateur de la moelle. Mais aucune hypothèse n'est donnée comme plausible, quant à la manière dont la moelle produit de la chaleur. Est-ce une constriction des vaso-moteurs ou une production exagérée d'action chimique? Ni M. Tscheschischin, ni les auteurs qui viennent après lui ne donnent aucune preuve à l'appui de l'une ou l'autre opinion.

D'après M. Schreiber, sur des animaux protégés contre le refroidissement et placés dans un milieu chaud, la température s'élève après les excitations cérébrales traumatiques. Dans un cas, il a vu sur un lapin, après un traumatisme du cerveau, par une température extérieure de 29°,4, la température monter de 38°,7 à 41°,2. L'auteur semble croire que ces élévations de température ne peuvent avoir lieu que quand l'animal est entouré de ouate ou de flanelle et que la température extérieure est élevée.

Quant aux expériences de MM. Eulenburg et Landois, elles portent sur les hémisphères cérébraux; mais ces auteurs ont cherché seulement à étudier les phénomènes vaso-moteurs et les températures périphériques consécutives. D'après eux, dans le membre du côté opposé à l'opération, la circu-

1. *Comptes rendus*, 1876, t. CXLII, p. 564.

lation périphérique et, en même temps, la température de la peau augmentent.

Il résulte encore de la lecture de ces divers travaux que les effets des lésions du système nerveux central sur la température sont tout à fait variables. Ainsi M. Lewizky contredit les observations de M. Tscheschischin; M. Küssner n'est arrivé qu'à des résultats négatifs, M. Rosenthal n'a pas pu se former, d'après ses propres expériences [1], une opinion définitive, et il incline plutôt à penser que les phénomènes thermiques ne sont que des phénomènes vaso-moteurs. Surtout MM. Brück et Gunter sont arrivés à des résultats différents; puisque, sur 23 expériences, onze fois ils ont eu un résultat positif et douze fois un résultat négatif. M. Schreiber ne peut pas non plus, dit-il, conclure pour l'existence de centres modérateurs ou excitateurs de la chaleur.

Toutes ces variations dans les opinions des expérimentateurs prouvent la complexité du phénomène.

M. Wood [2] a fait de nombreuses expériences sur les effets que produisent les lésions médullaires, bulbaires et cérébrales.

D'après lui, la section de la moelle à la région cervicale augmente la production de chaleur; de même aussi la piqûre, la section et la destruction de la protubérance. Il a fait, en outre de nombreuses expériences sur la piqûre et la cautérisation du cerveau, en différents points de sa substance, desquelles, ce semble, on ne peut rien conclure. En effet, si l'on tient compte des expériences où il y a eu diminution de production calorifique, on trouve que la diminution de chaleur a été observée dans onze expériences et que l'augmentation a été observée dans quinze expériences, ce qui semble interdire une conclusion formelle à cet égard. Au contraire, dans dix expériences où la protubérance a été lésée, neuf fois il y a eu augmentation de chaleur, et dans des proportions considérables.

D'ailleurs, voici comment M. Wood résume ses expériences,

1. *Revue des cours scientifiques*, 1872, p. 593.
2. *Fever; a Study in morbid and normal physiology.* Washington, 1880. In-8°.

au point de vue de l'influence du système nerveux[1] : « Le seul centre nerveux qu'on puisse trouver capable d'agir sur la production de chaleur, sans modifier la circulation générale (c'est-à-dire les vaso-moteurs), est situé dans le pont de Varole ou près du pont de Varole ; et, quoiqu'il puisse être un centre vaso-moteur, il est plus probable que c'est un appareil inhibiteur de la chaleur, de nature quelconque, qui agit sur des centres en rapport avec lui, situé dans la moelle épinière. »

Telles sont les conclusions du long travail de M. Wood, travail considérable, fruit de longues et patientes recherches, et qui a, pour la première fois, nettement posé ce problème de la production de chaleur — et non pas seulement de la température organique — sous l'influence des lésions traumatiques du système nerveux.

J'arrive maintenant à mes expériences, destinées à établir que le système nerveux central agit, non seulement sur la température, mais encore sur la production de chaleur.

Je vais montrer d'abord que l'excitation du cerveau, sans lésion des corps opto-striés et à plus forte raison du mésocéphale, produit de l'hyperthermie.

EXPÉRIENCE A. — Lapin.

	heures.	Température. — degrés.	
	A 3 »	39,5	Piqûre du cerveau droit, par une épingle d'acier qui perfore le crâne.
	à 5,45	40,4	
Le lendemain,	à 2 »	39,2	L'animal paraît tout à fait intact. Nouvelle piqûre au même point.
—	à 3,15	42,8	
—	à 4,15	42,2	
—	à 5,50	42,5	L'animal mange, marche, ne présente aucun phénomène de trouble moteur ou sensitif appréciable. Dans la nuit, il meurt.

1. P. 254, Conclusion IV.

La piqûre a respecté les couches optiques et les corps striés, elle se trouve à 3 ou 4 millimètres en avant de la partie antérieure du corps strié, occupant la partie postérieure du tiers antérieur du cerveau droit. La piqûre a traversé tout le cerveau de haut en bas; la portion supérieure de la piqûre est nette, tandis que la partie profonde est mal délimitée.

EXPÉRIENCE B. — LAPIN.

	heures.	Température. degrés.	
	A 5 »	39,4	Cautérisation superficielle du cerveau avec du perchlorure de fer.
Le lendemain . . .	à 3 »	42,25	

EXPÉRIENCE C.

	heures.	Température. degrés.	
	A 4 »	39,7	
L'animal est attaché :	à 5 »	38,0	Cautérisation superficielle du cerveau avec du phénol.
Le lendemain. . .	à 9h »	41,2	
—	à 10,30	41,7	Cautérisation nouvelle.
—	à 1,30	41,9	
—	à 4 »	41,6	

Comme j'aurai l'occasion de rapporter, à propos d'autres expériences, des faits analogues, je me contente de signaler ces trois hyperthermies, qui sont tout à fait caractéristiques, puisqu'il s'agit là de lésions qui n'ont certainement pas atteint le mésocéphale.

Il va sans dire qu'il est impossible de penser à une fièvre infectieuse quelconque. La marche de l'expérience l'indique bien suffisamment, comme aussi le fait que les agents antiseptiques n'empêchent absolument pas l'hyperthermie.

Par conséquent, nous pouvons admettre, comme démontré, que la piqûre, la cautérisation, l'excitation mécanique et trau-

matique des hémisphères cérébraux ont un effet hyperthermique, presque sans exception.

En même temps que cette hyperthermie, on voit survenir de curieux phénomènes d'excitation.

Les lapins, dits de chou, et qui servent à ces expériences, vivent en captivité dans une cage étroite. Ils ont alors les allures paresseuses et maladroites que chacun connaît. Ils avancent à grand'peine, incapables de courir, se traînant pour ainsi dire sur le sol, ne fuyant pas quand on les approche; marchant en tâtonnant, même si on les pousse; de sorte qu'on a la plus grande peine à les faire avancer. Or, quand on a piqué le cerveau, ou seulement quand on en a cautérisé la région superficielle, leurs allures sont devenues soudain tout à fait différentes. Ils sont maintenant farouches, sautant avec une agilité extrême, se sauvant en faisant des bonds prodigieux dès qu'on approche; dressant les oreilles comme font les lièvres ou les lapins de garenne et n'ayant plus les oreilles traînantes des lapins de chou.

Voici une expérience très concluante à cet égard, et qui montrera que la piqûre du cerveau agit simultanément sur la température centrale et sur l'excitabilité générale psychique de l'organisme :

Lapin, à 3 heures (28 juin 1885), T. 39°,7. Piqûre du cerveau droit, à la région antérieure.

Pendant deux minutes, l'animal reste à peu près immobile : aucun changement, sinon dans sa respiration qui est un peu plus fréquente; puis, tout d'un coup, il se sauve quand on approche, et, alors, fait des bonds extraordinaires, traversant en un clin d'œil toute la grande salle du laboratoire. Il voit des deux yeux, n'a aucune paralysie du mouvement ou de la sensibilité, et, quand on ne l'excite pas, a les allures d'un lapin normal.

A 4 heures, T. 41°,8.

Le lendemain (29 juin), à 4 heures, T. 40°,6.

Le 1er juillet, il est toujours dans le même état; le 10 juillet, également.

Il continue à bien manger, tout à fait intact au point de vue moteur et sensitif, flairant les autres lapins; mais faisant toujours, quand on l'excite, des bonds prodigieux et sautant avec agilité par-dessus tous les

obstacles. Il porte les deux oreilles droites, comme les lièvres. Le 15 juillet, l'animal est toujours dans le même état[1].

Sur les oiseaux, on observe aussi, après l'ablation ou l'excitation du cerveau, des phénomènes assez analogues, c'est-à-dire une excitabilité extrême. Les canards, les poules ainsi opérées courent sans pouvoir, pour ainsi dire, s'arrêter. Ils se lancent en avant, et, quoiqu'ils ne soient aucunement aveugles, ils vont buter contre les obstacles qui arrêtent leur course.

J'avais d'abord pensé qu'il s'agissait là de la suppression d'une action inhibitoire normale; mais, comme me l'a fait remarquer M. Brown-Séquard, cette hypothèse est moins satisfaisante et moins simple que celle d'une augmentation d'excitabilité. D'ailleurs, il n'est pas besoin d'enlever la couche corticale du cerveau pour voir cette sauvagerie de l'animal; il suffit d'une simple piqûre du cerveau; ce qui exclut l'hypothèse de la suppression d'une action inhibitoire et rend beaucoup plus plausible l'opinion qu'il s'agit là simplement d'un accroissement d'excitabilité.

De fait, quelle que soit la lésion du cerveau, pourvu que les corps opto-striés ne soient pas profondément lésés, qu'il s'agisse d'une piqûre, d'une cautérisation par des substances chimiques ou par le thermo-cautère, on voit survenir ces deux phénomènes qui marchent de pair : d'une part, l'accroissement de température; d'autre part, l'accroissement d'excitabilité psychique.

Alors, tout naturellement, on est amené à penser que la cause de ces deux phénomènes est la même; le cerveau est devenu plus excitable et commande des actions chimiques plus intenses, en même temps qu'il réagit plus vivement, par des mouvements, aux excitations sensorielles. C'est ce que

1. Ces phénomènes sont différents de ceux qu'ont observés MM. Munk et Christiani, à la suite, il est vrai, de traumatismes plus considérables (voyez l'ouvrage de M. Christiani : *Zur Physiologie des Gehirnes*, Berlin, 1885, pp. 14 à 50).

M. Brown-Séquard appelle des actions dynamogéniques. La puissance du cerveau est exaltée; il fonctionne avec une activité plus grande, aussi bien au point de vue chimique qu'au point de vue de l'excitabilité sensorielle et des mouvements spontanés.

Si la piqûre est plus profonde, ou si, à la suite de piqûres répétées au même point, il s'est formé des abcès, de l'encéphalite, détruisant certaines portions des ganglions opto-striés, ce n'est plus de l'excitabilité exagérée qu'on observe; mais une diminution de l'activité. On voit alors les lapins dépourvus, pour ainsi dire, de spontanéité. Ils ne mangent presque plus, ne voient plus, n'entendent plus; leur tête oscille et devient tremblante; ils ne se mettent plus en mouvement que quand on les excite en pinçant vigoureusement les pattes ou la peau. En un mot, ils sont plus ou moins analogues aux pigeons de Flourens, dont le cerveau a été enlevé.

On peut donc distinguer deux périodes dans les effets des lésions cérébrales: excitabilité exagérée à la suite d'une piqûre légère et d'un traumatisme superficiel; coma et stupeur, à la suite d'une piqûre profonde et quand la lésion a détruit l'encéphale.

La température suit ces deux phases. Tant que l'excitabilité est accrue, la température croît; elle est diminuée au contraire dans la période de stupeur. Par conséquent, elle traduit, pour ainsi dire, l'état du cerveau, et les phénomènes chimiques de la vie des tissus suivent la même marche que les phénomènes psychiques, croissant ou diminuant, suivant que l'excitabilité cérébrale est accrue ou diminuée.

Il serait évidemment de la plus haute importance de pouvoir localiser et préciser les parties de l'encéphale qu'il faut toucher ou détruire pour faire ainsi croître ou diminuer l'excitabilité. Mais, jusqu'ici, il ne nous a pas été donné de faire cette détermination précise; et il faut nous résigner à ces notions vagues, telles que : piqûre superficielle, qui produit

l'excitation; destruction profonde, qui produit la paralysie[1].

Avant d'examiner les faits de calorimétrie, nous allons étudier les phénomènes qui surviennent du côté de la nutrition; et, pour cela, nous suivrons les effets de la piqûre du cerveau sur le poids des lapins. A cet égard, les expériences sont nombreuses et décisives. Je donnerai d'abord quelques exemples qui vont montrer de quelle manière se comportent, au point de vue du poids, des lapins normaux régulièrement nourris.

Lapins nés le 25 décembre 1884 :

	Poids moyen.	
	kilog.	
Le 5 janvier.	0,220	
Le 12 —	0,379	
Le 13 février	1,432	(minimum, 1^k,285; maximum, 1^k,572).
Le 3 mai.	2,406	(minimum, 2^k,190; maximum, 2^k,530).

Voici un lapin normal qui nous a donné les poids suivants :

	Poids.		Poids.
	kilog.		kilog.
24 avril 1884.. . .	2,025	27 avril 1884.. . .	2,085
26 —	2,065	28 —	2,125

1. On peut juger de la difficulté du sujet d'après les divergences des expérimentateurs. Voici M. Munk et M. Christiani, tous deux observateurs distingués, qui sont arrivés à des résultats absolument opposés.

Je signalerai un fait qui n'a pas de rapport immédiat avec les phénomènes thermiques, mais qu'il me paraît cependant utile de mentionner ici; car, à ma connaissance, il n'a pas encore été indiqué, et c'est une expérience de cours assez instructive. — Des lapins, dont le cerveau a été plus ou moins complètement détruit, n'ont pas perdu la faculté de reconnaître la direction des sons; ils dirigent très exactement l'oreille vers l'endroit d'où vient le son, par une sorte d'action réflexe psychique très précise. Le pavillon de l'oreille suit le mouvement d'un objet sonore qu'on déplace autour d'eux, en avant, en arrière, faisant un demi-cercle qui suit le demi-cercle que fait l'objet sonore. Sur des lapins normaux, on ne voit rien d'analogue, et ils n'adaptent pas le pavillon de l'oreille à a direction des sons.

C'est, je le répète, une expérience de cours, qui peut montrer comment, par un simple réflexe, le pavillon de l'oreille, chez les animaux doués d'une oreille très mobile, se dirige vers l'endroit d'où vient le son.

	Poids. — kilog.		Poids. — kilog.
29 avril 1884. . .	2,138	6 mai 1884 . . .	2,264
30 — . . .	2,020	7 — . . .	2,180
1er mai 1884. . .	2,130	8 — . . .	2,150
2 — . . .	2,202	9 — . . .	2,137
3 — . . .	2,072	10 — . . .	2,260
5 — . . .	2,245	12 — . . .	2,344

Un autre lapin, ayant un abcès à la cuisse et cependant bien portant, nous a donné les poids suivants :

	Poids. — kilog.		Poids. — kilog.
24 avril 1884. . .	2,270	9 mai 1884 . . .	2,270
26 — . . .	2,340	10 — . . .	2,330
27 — . . .	2,312	12 — . . .	2,355
28 — . . .	2,380	13 — . . .	2,320
29 — . . .	2,340	14 — . . .	2,295
30 — . . .	2,280	16 — . . .	2,310
1er mai 1884. . .	2,250	17 — . . .	2,330
2 — . . .	2,280	19 — . . .	2,430
3 — . . .	2,390	20 — . . .	2,240
5 — . . .	2,475	21 — . . .	2,220
6 — . . .	2,390	22 — . . .	2,235
7 — . . .	2,305	25 — . . .	2,220
8 — . . .	2,315		

Or, si l'on analyse ces oscillations, on voit que, pour considérables qu'elles soient, elles ne dépassent cependant pas, en une période de vingt-quatre heures, 200 grammes : encore peut-on facilement expliquer ce chiffre de 200 grammes pour vingt-quatre heures, en admettant qu'un certain jour le chiffre était trop fort, et le lendemain trop faible, non certes par suite d'une erreur dans la pesée, mais parce que l'animal venait de manger ou n'avait pas uriné. Un lapin, s'il vient de manger et s'il n'a pas uriné, peut facilement peser 200 grammes de plus qu'un lapin qui est réellement du même poids, mais qui vient d'uriner et qui n'a pas mangé depuis plusieurs heures.

Ce qui est important, ce n'est pas de voir une diminution

de poids ou une augmentation accidentelle; mais la marche progressive et régulière de la diminution ou de la progression.

Voici quelques exemples d'effets de la piqûre du cerveau sur le poids des lapins :

EXPÉRIENCE PREMIÈRE.

	Poids. — kilog.	
20 mars 1885.	2,090	Piqûre.
22 —	1,925	—
25 —	1,830	—
26 —	1,775	—
27 —	1,775	—
1er avril 1885	1,680	—

EXPÉRIENCE II.

	Poids. — kilog.	
23 avril 1885.	1,670	Cautérisation du cerveau droit.
24 —	1,583	
25 —	1,470	
27 avril.	»	Mort.

Mais il s'agit là d'une lésion grave qui altère profondément toutes les fonctions. L'expérience n'est vraiment intéressante que si elle porte sur des lapins dont la lésion est superficielle et peut facilement guérir.

Voici l'exemple d'une lapine qui non seulement a guéri de sa piqûre cérébrale, mais encore qui a eu des petits après l'opération répétée plusieurs fois de suite.

EXPÉRIENCE III.

	Poids. — kilog.	
17 mars 1885.	»	Piqûre.
23 —	»	—
24 —	»	Piqûre et cautérisation avec le phénol et le perchlorure de fer.

	Poids. — kilog.
21 avril 1885.	2,350
24 —	2,315
26 —	2,505
27 —	2,450
28 —	2,480
29 —	2,505
30 —	2,528
1er mai 1885.	2,580
2 —	2,710
3 —	2,630
5 —	2,850
6 —	2,700
7 —	2,780
8 —	2,715
10 —	2,810
12 —	2,900
13 —	2,860
14 —	2,870
16 —	2.870
17 —	2,770

Le lendemain, 18 mai, a des petits.

On voit par cet exemple qu'une ancienne piqûre du cerveau n'a aucunement diminué l'accroissement et gêné la fécondation et la parturition.

EXPÉRIENCE IV.

	Poids. — kilog.	
1er mai 1885.	1,800	
2 —	1,845	
3 —	1,950	
5 —	2,170	
6 —	2,225	
7 —	2,130	
8 —	2,160	
9 —	2,090	
10 —	2,170	
12 —	2,190	Piqûre du cerveau.
13 —	2,190	

	Poids. — kilog.
14 —	2,140
16 —	2,260
17 mai 1885	2,185
19 —	2,290
20 —	2,140
21 —	2,130
22 —	2,230
25 —	2,325

Est complètement guéri de sa piqûre et paraît tout à fait normal.

Ainsi, du 1er au 12 mai accroissement de 319 grammes; soit 26 grammes par jour; du 12 au 22 mai, accroissement de 40 grammes, soit 4 grammes par jour, après piqûre du cerveau.

EXPÉRIENCE V.

	Poids. — kilog.	
29 avril 1885	1,815	Cautérisation du cerveau occipital à gauche.
30 —	1,670	
1er mai 1885	1,590	
2 —	1,630	
3 —	1,610	
5 —	1,580	
6 —	1,525	
7 —	1,590	
8 —	1,540	
9 —	1,450	
10 —	1,520	
12 —	1,580	
13 —	1,630	
14 —	1,495	
16 —	1,615	
17 —	1,550	
19 —	1,695	
20 —	1,570	
21 —	1,490	
22 —	1,500	
25 —	1,445	

Cet animal, qui a présenté immédiatement après la cautérisation des phénomènes d'excitation psychique extrêmes (avec une température de 40°,4) est, le 25 mai, tout à fait remis, et il ne semble pas qu'il y ait de suppuration intra-cranienne. Cependant on voit combien la cautérisation du cerveau a empêché son développement, puisque au bout d'un mois son poids a diminué de 400 grammes.

Comparativement, voici les effets déterminés sur la nutrition par des lésions de nerfs ou d'autres organes :

EXPÉRIENCE VI.

	Poids. — kilog.	
29 avril 1885	2,060	
30 —	2,070	
1er mai 1885	2,010	
2 —	2,130	
3 —	2,130	
5 —	2,225	
6 —	2,180	
7 —	2,200	
8 —	2,180	
9 —	2,152	
10 —	2,180	
12 —	2,340	Cautérisation incomplète du nerf sciatique.
14 —	2,140	
16 —	2,250	T. 40°,2.
17 —	2,225	T. 41°.
19 —	2,310	
20 —	2,090	
21 —	2,090	
22 —	2,155	
25 —	2,350	
1er juillet 1885	2,652	

Très bien portant, quoiqu'il ait à la cuisse des lésions trophiques considérables.

EXPÉRIENCE VII.

	Poids. — kilog.	
24 avril 1884.	2,000	Élongation du nerf sciatique.
26 —	2,090	
27 —	2,062	
28 —	2,138	
29 —	2,090	
1er mai 1884.	2,154	
2 —	2,220	
3 —	2,200	
5 —	2,400	
6 —	2,402	
7 —	2,360	
8 —	2,340	
9 —	2,350	
10 —	2,490	
12 —	2,560	Cautérisation au thermo-cautère de la partie antérieure du cerveau.

	Température. — heures.	degrés.	
	A 3 »	40,0	Opération.
	à 4,30	40,8	
	à 6 »	40,2	
13 mai 1884	2,315		
14 —	2,292		
16 —	2,360		
17 —	2,390	40,2	
19 —	2,531		
20 —	2,320		
21 —	2,330		
22 —	2,360		
25 —	2,480	40,2	

Il paraît, à ce moment, complètement remis de l'opération.

On voit que l'animal, tout à fait remis de la lésion du nerf sciatique, a rapidement augmenté de poids, puisque, du 24 avril

au 12 mai, c'est-à-dire en 18 jours, il a augmenté de 555 grammes, tandis qu'après l'opération faite au cerveau il a diminué en 2 jours de 270 grammes et en 13 jours de 80 grammes.

Nous donnons encore le poids d'un autre lapin dont, à plusieurs reprises, le foie a été légèrement piqué.

	Poids.		Température.
	—		—
	kilog.		degrés.
16 avril 1884. . .	2,090	Piqûre du foie.	39,0
17 — . . .	»	Nouvelle piqûre.	39,9 avant la piqûre.
			39,8 après la piqûre.
18 — . . .	»		39,6
19 — . . .	»		40,2
24 — . . .	1,923		
26 — . . .	2,155		
27 — . . .	2,105		39,7
28 — . . .	2,095		
29 — . . .	2,090		
30 — . . .	2,140		
1er mai 1884. . .	2,090		39,4
2 — . . .	2,200		
3 — . . .	2,290		
5 — . . .	2,355		
6 — . . .	2,395		
8 — . . .	2,320		
9 — . . .	2,275		
10 — . . .	2,420		
12 — . . .	2,560	Piqûre du foie. A 3 h.	40,1
		A 6 »	40,1
13 — . . .	2,320		40,0
14 — . . .	2,300		39,6
16 — . . .	2,250		39,7
17 — . . .	2,335		39,8
19 — . . .	2,515		
20 — . . .	2,330		
21 — . . .	2,290		
22 — . . .	2,370		
1er juillet 1884 .	2,670		39,9

On voit, par cette expérience, que, si la piqûre du foie a fait, pendant un temps très court, diminuer le poids, la lésion

n'a pas eu d'influence grave et prolongée et que le lapin s'est complètement rétabli.

Comme point de comparaison, je donnerai une nouvelle expérience, dans laquelle un lapin a été soumis à l'inanition.

	Poids. — kilog.	Température. — degrés.	heures.
2 mai 1884.	1,880	Injection de 1 cc. de sang putréfié dans la cuisse.	
		39,5	A 1 »
		39,7	A 1,30
3 —	1,865	39,75	
5 —	2,000	39,8	
6 —	1,990	39,45	
7 —	2,010	39,85	
8 —	1,980		
9 —	2,000		
10 —	2,085		
12 —	2,090	40,0	
A partir du 12 mai, soumis à l'inanition.			
13 mai 1884.	1,875	39,3	
14 —	1,760	39,0	
16 —	1,422	37,8	
17 —	1,330	37,5	
On lui redonne à manger.			
19 mai 1884.	1,570	39,7	
20 —	1,430	39,3	
21 —	1,405		
22 —	1,455	39,5	
25 —	1,725		

Je ne multiplierai pas les expériences analogues; car elles ne feraient que confirmer ces faits : toute lésion traumatique diminue le poids de l'animal opéré, et cette diminution est quelquefois extrêmement rapide. Quand la lésion porte sur le système nerveux central, et en particulier sur le cerveau, la

diminution de poids est très intense, même quand l'animal peut se nourrir et quand il n'a aucune modification appréciable dans ses allures, aucun trouble moteur ou sensitif.

L'augmentation de température, l'excitabilité sensorielle, la diminution de poids sont trois phénomènes qui marchent de pair et qui se lient étroitement l'un à l'autre. L'excitation du cerveau amène une combustion plus active, une température plus élevée, et, partant, une dénutrition plus rapide.

Il serait, en clinique médicale, d'un grand intérêt de poursuivre cette influence de la fièvre sur le poids, et cependant peu de médecins ont entrepris cette étude. Il n'y a guère à cet égard que les excellentes leçons de Botkine[1] et surtout un mémoire de Leyden[2]. D'après ce médecin distingué, la perte de poids, dans certaines fièvres, a pu atteindre par heure et par kilogramme 12 grammes environ, pendant la période aiguë de la fièvre. On ne comprendrait pas cette énorme perte de poids si l'on n'admettait une combustion exagérée des tissus, par conséquent, une production plus considérable de chaleur[3].

1. *De la fièvre*, traduction française, Paris, 1872, 1 vol. in-8°.

2. « Untersuchungen uber das Fieber » (*Deutsches Archiv für klinische Med.*, 1869, t. V, pp. 305 à 371).

3. On trouvera encore quelques indications sur la perte de poids par la fièvre dans la *Thèse d'agrégation* de M. Du Castel, 1878, page 122 ; dans la *Thèse inaugurale* de M. Sautarel, Paris, 1869. D'après Wachsmuth, cité par Hirtz, article fièvre, page 723, la perte de poids a été dans un cas de 16,2 p. 100 par kilogramme, en vingt-quatre heures. Je le répète, les indications des médecins, sur ce point, sont peu nombreuses. Le sujet a cependant une réelle importance.

Quoique mes expériences portent sur des lapins, cependant j'ai pu observer des phénomènes analogues chez les oiseaux. Ainsi un canard opéré le 16 juin 1885 de l'ablation superficielle du cerveau, avait 42°,1 à 3 h. 30 m., et son poids était de 1 650 grammes; à 5 h. 20 m. sa température était de 43°,1 ; et le lendemain, vingt-quatre heures après l'opération (il n'avait pas mangé), sa température était de 43°,5, et son poids de 1 375 grammes, soit 17 p. 100 de perte de poids en vingt-quatre heures, perte coïncidant avec une hyperthermie considérable.

D'ailleurs, les expériences qui vont suivre, et qui portent sur la calorimétrie après traumatisme cérébral, vont donner, outre la calorimétrie proprement dite, quelques cas typiques d'hyperthermie et de dénutrition consécutives au traumatisme encéphalique.

Je donnerai d'abord une sorte de statistique générale des premières expériences faites en novembre-décembre 1884.

Six expériences faites sur des lapins normaux m'ont donné une moyenne de 3 070 calories ; vingt expériences portant sur des lapins dont le cerveau avait été piqué ont donné une moyenne de 3985 calories.

Dans des expériences faites avec un autre récepteur calorimétrique, j'ai trouvé comme moyenne de huit expériences sur des lapins normaux 3 070 calories, et, comme moyenne de neuf expériences faites sur des lapins piqués, une moyenne de 3 650 calories.

Par conséquent, dans ces deux séries on voit combien la piqûre du cerveau a augmenté la radiation calorique.

Appelons 100 la quantité de chaleur émise par un lapin normal, le minimum a été de 90 et le maximum de 113 dans ces premières expériences. Quant aux lapins piqués, la moyenne a été de 124 avec un maximum de 163.

Ainsi la piqûre du cerveau peut augmenter de plus de moitié la production de la chaleur normale, et l'augmentation de la radiation calorique coïncide avec l'augmentation de la température centrale.

De là on peut conclure rigoureusement ce fait important, c'est que le système nerveux, étant excité, provoque des combustions chimiques plus actives dans les tissus, et que la fièvre est due non à une déperdition moindre, mais à une production plus grande de chaleur, fait qu'on avait admis depuis

longtemps, mais sans pouvoir en donner la démonstration directe.

Il est d'ailleurs utile d'entrer dans le détail des expériences, quelque complexes qu'elles soient : on pourra en tirer certaines déductions importantes. Nous présentons ces faits sous la forme d'un tableau (voir p. 240) qui permettra la comparaison[1].

Ces expériences, si imparfaites qu'elles soient, — et personne assurément n'en connaît mieux que moi les défectuosités, — indiquent cependant quelques faits caractéristiques que nous essaierons de dégager. Pour cela nous ne nous servirons pas de toutes les expériences (et j'ai donné dans le tableau précédent presque sans exceptions toutes celles que j'ai faites), mais seulement de celles qui ont un certain intérêt général par la netteté des déductions qu'elles entraînent.

Je signalerai d'abord, au point de vue de la chute du poids sous l'influence d'une lésion nerveuse centrale, les lapins M et O. Le lapin M, en vingt-quatre heures, a perdu 460 grammes, soit un sixième de son poids. Nous avons vu plus haut qu'un lapin soumis à l'inanition a mis deux jours à perdre la même proportion de son poids.

Il en est de même du lapin O, qui a présenté la température élevée de 41°,7, et qui a perdu en trois jours un quart de son poids. Et cependant, le lapin soumis à l'inanition a subi en trois jours une moins grande diminution proportionnelle de poids.

Notons aussi, indépendamment des chiffres calorimétriques proprement dits, combien est nette l'augmentation de température après lésion du cerveau. Dans l'expérience W, à 3 heures, la température est à 39°,7. Une heure après,

1. La lecture en paraîtra difficile. Elle ne sera guère utile qu'aux physiologistes qui voudraient pénétrer plus avant dans l'étude de cette influence du système nerveux sur la nutrition. Par suite de nombreuses données qui devaient y être introduites, je n'ai pas pu le rendre plus clair.

sous l'influence de la piqûre cérébrale, elle monte de plus de 2 degrés, à 41°,8; et elle reste ainsi, pendant près d'un mois, comme si la suractivité chimique des tissus s'était, par le fait du traumatisme, établie d'une manière définitive.

On peut dire que, toutes les fois qu'on fait un traumatisme superficiel au cerveau, il y a une hyperthermie consécutive.

L'expérience réussit plus ou moins bien, l'hyperthermie est tantôt rapide et durable, tantôt lente à venir et passagère, tantôt faible, tantôt forte; mais elle existe toujours quand la lésion n'atteint pas les corps opto-striés et quand elle ne provoque aucun trouble de la respiration ou de la circulation.

Le contraste est remarquable entre les lésions superficielles qui excitent et les lésions profondes qui détruisent. Les lésions superficielles excitent la production de chaleur et font monter la température à 42°,2. Les lésions profondes, au contraire, diminuent la production de chaleur qui tombe à 37°, 36°, 35°, et moins encore (exp. H).

On peut faire l'expérience suivante, qui est en quelque sorte une expérience de cours. D'abord cautérisation superficielle, qui, en une heure, fait monter la température de 40° à 42°; puis cautérisation profonde, allant jusqu'aux corps opto-striés, ce qui, en deux heures, abaissera la température à 36°. A cet égard, le fait suivant est caractéristique.

Un lapin (lapin Q), cautérisé superficiellement la veille, a 42°,2, le lendemain à 3 heures; le même jour, un autre lapin (lapin R) est cautérisé profondément à 8 heures du matin, et, après une rapide période ascensionnelle, la température est descendue à 37°,1 à 3 heures.

Je le répète, c'est une expérience qui réussit toujours, et qu'on pourrait, avec avantage, présenter comme le meilleur exemple de l'influence du système nerveux sur les actions chimiques.

Dès qu'on lèse le cerveau, on change les fonctions chimiques de l'organisme, de sorte que tous mes lapins opérés présentent, tantôt en plus, tantôt en moins, une production différente de chaleur.

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
					KG.					
Lapin A.	25 nov. 1884	1 h. 30 m.	Piqûre du cerveau.	»	»	»	»	»	»	»
	—	»	. . . . .	XXVIII	»	9°	41°6	62	5 145	»
Lapin B.	21 nov. 1884	3 h.	Piqûre antérieure.	»	2,700	»	39,5	»	»	»
	28 —	8 h.	Piqûre.	»	2,640	»	39,6	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	XLIV	»	»	40	42	3 485	»
	—	6 h.	. . . . .	»	»	»	41	»	»	»
Lapin C.	3 déc. 1884	9 h.	Piqûre antérieure.	»	3,075	15°	39,6	»	»	»
	—	1 h. 30 m.	Nouvelle piqûre	LX	»	»	40,8	47	3 900	»
	—	4 h.	. . . . .	»	»	»	40,1	»	»	»
	4 —	9 h.	Nouvelle piqûre	LIX	»	15°	40,2	47	3 900	»
	—	1 h.	Nouvelle piqûre plus profonde qui provoque des accidents tétaniformes	»	»	»	41,8	»	»	»
	—	2 h. 30 m.	Mort. Lésion du corps strié droit en avant	»	»	»	41,2	»	»	»
Lapin D.	6 déc. 1884	3 h.	Piqûre antérieure.	»	2,920	»	»	»	»	»
	—	3 h. 30 m.	. . . . .	»	»	»	40,7	»	»	»
	7 —	1 h.	Piqûre.	»	2,930	»	40,3	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	LXX	»	»	41	45	3 735	»
	8 —	8 h.	Piqûre.	LXXII	»	»	40	42	3 485	»

Lapin D. (*Suite.*)	8 déc. 1884	9 h.	. . . . .	»	»	»	40°4	»	»	»
	—	2 h.	Nouvelle piqûre	LXXIV	»	»	41	41	3 405	»
	9 —	9 h.	Nouvelle piqûre	LXXVII	2,835	13°	40,1	49	4 070	»
	—	11 h.	Nouvelle piqûre	»	»	»	»	»	»	»
	—	1 h.	Nouvelle piqûre	LXXVIII	»	15	41,2	59	4 900	»
	13 —	»	. . . . .	LXXXVI	»	»	»	43	3 570	»
	16 —	»	Nouvelle piqûre	»	2,930	»	»	»	»	»
	18 —	»	. . . . .	CII	2,870	»	»	50	4 150	»
	29 —	»	. . . . .	CXXXIII	2,980	6	»	42	3 485	»
	30 —	»	. . . . .	»	2,880	»	»	»	»	»
	13 janv. 1885	»	Paraît complètement guéri, mais avec un abcès sous-cutané au crâne, à l'endroit des piqûres.	»	3,130	»	»	»	»	»
Lapin E.	9 déc. 1884	1 h.	Mise à nu du cerveau et cautérisation avec nitrate de mercure	»	3,280	15	»	»	»	»
	—	1 h. 30 m.	. . . . .	LXXIX	»	»	»	60	4 480	»
	10 —	1 h.	Nouvelle piqûre au même point..	LXXXIII	3,150	»	40,8	42	3 485	»
	—	3 h.	Nouvelle piqûre	LXXXIV	»	»	»	45	3 735	»
	11 —	1 h.	Nouvelle piqûre	LXXXV	3,150	»	41,4	53	4 400	»
	12 —	»	. . . . .	LXXXX	»	13	39,8	39	3 240	»
	13 —	»	. . . . .	XCII	3,125	13	»	39	3 240	»
	15 —	»	. . . . .	»	3,120	»	»	»	»	»
	16 —	1 h.	. . . . .	XCVI	2,970	11	»	42	3 485	»

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
					KG.					
Lapin E. (*suite*)	16 déc. 1884	2 h.	Nouvelle piqûre, qui, par suite des lésions déjà profondes du cerveau, provoque des accidents de paralysie et de défaut d'équilibre.	»	»	»	»	»	»	»
	—	4 h.	. . . . .	XCIII	»	»	»	44	3 650	»
Lapin F.	18 déc. 1884	»	Avant toute opération	CIII	2,560	10°	»	42	3 485	»
	19 —	1 h.	Avant toute opération	CIV	2,505	»	»	37	3 070	»
	—	1 h.	Piqûre antérieure du cerveau.	»	»	»	»	»	»	»
	—	2 h. 30 m.	. . . . .	CV	»	»	»	47	3 900	»
	20 —	2 h.	Nouvelle piqûre	CVI	»	»	39°9	40	3 320	»
	—	3 h.	. . . . .	CVII	»	»	»	46	3 820	»
	22 —	9 h.	Très malade, pouvant à peine se traîner, avec de la diarrhée et de l'incontinence [1]. Piqûre nouvelle.	CVIII	2,290	»	36,8	61	5 065	»
	22 —	1 h.	. . . . .	CIX	»	»	»	52	4 315	»
	23 —	»	Mort. La lésion a été dans le lobe sphénoïdal, ayant respecté les parties intra-ventricul. des corps opto-striés, et les parties antér. du cerveau.	»	»	»	»	»	»	»

Lapin G.	23 déc. 1884	»	Avant piqûre	CXI	2,960	9°	»	41	3 405	»
	—	1 h.	Piqûre antérieure et par la piqûre cautérisation au nitrate de mercure.	CXII	»	»	»	40	3 320	»
	—	3 h.	. . . . .	CXIII	»	»	»	45	3 735	»
	25 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	2,985	8	»	»	»	»
	—	1 h. 15 m.	. . . . .	CXVI	3,735	»	»	45	3 735	»
	26 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	2,900	»	»	»	»	»
	—	1 h. 15 m.	. . . . .	CXXIV	»	7	»	37	3 070	»
	—	3 h.	. . . . .	CXXIII	»	9	»	50	4 150	»
	27 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	»	7	»	»	»	»
	—	1 h. 20 m.	. . . . .	CXXV	»	»	»	45	3 735	»
	28 —	9 h.	Nouvelle piqûre	»	»	»	»	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	CXXVIII	»	10	»	54	4 480	»
	29 —	»	. . . . .	»	2,680	»	»	»	»	»
	30 —	»	. . . . .	»	2,575	»	»	»	»	»
Lapin H.	10 mars 1884	2 h.	Mise à nu du cerveau et cautérisation avec le perchlorure de fer	»	2,865	»	»	»	»	»
	—	2 h. 30 m.	. . . . .	CLXXX	»	»	»	39	3 240	»
	—	»	. . . . .	CLXXXI	»	»	»	»	»	100
	—	4 h. 30 m.	. . . . .	CLXXXII	»	11	»	47	3 900	»
	—	»	. . . . .	CLXXXIII	»	»	»	»	»	112
	11 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	»	»	»	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	CXXXVI	»	»	»	42	3 485	»

[1] Il faut faire grande attention aux lapins ainsi mouillés, car, si on ne les sèche pas complètement, on ne peut comparer les résultats à ceux que donnent des lapins normaux. Un lapin mouillé perd naturellement beaucoup plus de chaleur.

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
					KG.					
Lapin H. (*Suite.*)	11 mars 1885	»	. . . . .	CXXXVII	»	»	»	»	»	108[1]
	12 —	1 h.	Animal très affaibli et titubant.	CXC	2,730	12°	»	30	2 490	»
	—	»	. . . . .	CXCI	»	»	»	»	»	75[2]
	13 —	»	. . . . .	»	2,620	»	35°5	»	»	»
	14 —	»	Animal mourant	(CCI)	»	»	30,5	8	664	»
	—	»	. . . . .	(CC)	»	»	»	»	»	19
Lapin I.	13 mars 1885	»	. . . . .	»	2,440	»	»	»	»	»
	—	10 h.	Mise à nu du cerveau.	»	»	»	»	»	»	»
	—	1 h. 30 m.	Cautérisation de la surface au perchlor. de fer	»	»	»	»	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	(CXCVI)	»	12	»	45	3 735	»
	—	»	. . . . .	(CXCVII)	»	»	»	»	»	110
	—	4 h.	. . . . .	CXVIII	»	12	»	41	3 405	»
	—	»	. . . . .	CXIX	»	»	»	»	»	100
	14 —	midi.	Nouvelle cautérisation . . .	CC	»	»	40,6	42	3 485	»
	—	2 h. 30 m.	. . . . .	CCII	»	»	»	41	3 405	»
	—	»	. . . . .	CCIII	»	»	»	»	»	88
	15 —	3 h.	. . . . .	CCVI	2,440	12	»	36	2 990	»
	—	»	. . . . .	CCVII	»	»	»	»	»	78
	—	»	Immédiatement après la calorimétrie, piqûre et cautérisation profonde au perchlorure de fer, excitation respiratoire considérable, l'animal fait des sauts énormes	»	»	»	»	»	»	»

Lapin I. (*Suite.*)	15 mars 1885	4 h.	. . . . .	CCVIII	»	»	»	40	3 220	»
	—	»	. . . . .	CCIX	»	»	»	»	»	90
Lapin J.	20 mars 1885	12 h. 30 m.	Cautérisation profonde de la partie antérieure du cerveau avec perchlorure de fer. . .	»	2,090	»	»	»	»	»
	—	1 h.	. . . . .	CCXVIII	»	»	»	43	3 570	»
	—	»	. . . . .	CCXIX	»	»	»	»	»	81
	—	3 h.	. . . . .	CCXX	»	13°	»	50	4 150	»
	—	»	. . . . .	CCXXI	»	»	»	»	»	94
	22 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	1,925	12	»	»	»	»
	—	»	. . . . .	CCXXVI	»	»	»	38	3 155	»
	—	»	. . . . .	CCXXVII	»	»	»	»	»	70
	—	3 h.	. . . . .	CCXXVIII	»	»	»	55	3 735	»
	—	»	. . . . .	CCXXIX	»	»	»	»	»	52
	24 —	1 h.	Nouvelle piqûre	CCXXX	1,830	16	»	33	2 740	»
	—	»	. . . . .	CCXXXI	»	»	»	»	»	66
	—	3 h.	. . . . .	CCXXXII	»	»	»	47	3 900	»
	—	»	. . . . .	CCXXXIII	»	»	»	»	»	92
	25 —	»	Nouvelle piqûre profonde. . .	CCXXXIV	»	12	»	44	3 650	»
	—	»	. . . . .	CCXXXV	»	»	»	»	»	80
	27 —	1 h.	. . . . .	CCXXXVI	1,775	12	»	41	3 405	»

[1] En faisant la calorimétrie pendant un temps plus court et en rapportant les chiffres à ceux que donne un lapin normal, soit la chaleur du lapin normal égale à 100, on trouve pour ce lapin, avant la piqûre, 91; une heure après la piqûre, 108; 3 heures après la piqûre, 130 (expér. CXXXIV, CXXXV, CXXXVI, CXXXVII, CXXXVIII et CXXXIX).

[2] Avec des calorimétries de moins d'une heure, en comparant à un lapin normal, j'ai trouvé pour ce lapin, une heure après la piqûre, 71 p. 100; 3 heures après, 61 p. 100.

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
					KG.					
Lapin J. (*Suite.*)	27 mars 1885	»	. . . . .	CCXXXVII	»	»	»	»	»	72
	—	2 h.	Nouvelle piqûre	»	»	»	»	»	»	»
	—	3 h. 30 m.	. . . . .	CCXXXVIII	»	»	»	39	3 240	»
	—	»	. . . . .	CCXXXIX	»	»	»	»	»	75
	28 —	»	. . . . .	CCXLVII	»	»	»	44	3 650	»
	—	»	. . . . .	CCXLVII	»	»	»	»	»	88
	29 —	»	. . . . .	CCLI	1,830	12°	»	54	4 480	»
	—	»	. . . . .	CCLII	»	»	»	»	»	90
	30 —	»	. . . . .	CCLVIII	1,775	»	»	47	3 900	»
	—	»	. . . . .	CCLIX	»	»	»	»	»	98
	1er avril 1885	»	. . . . .	CCLV	1,680	15	40°6	52	4 315	»
	—	»	. . . . .	CCLXI	»	»	»	»	»	83
Lapin K.	1er avril 1885	1 h.	Piqûre	»	2,120	15	40,3	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	CCLXII	»	»	40,4	60	4 980	»
	—	»	. . . . .	CCLXIII	»	»	»	»	»	113
	2 —	1 h.	Nouvelle piqûre	CCLXX	2,150	13	»	47	3 900	»
	—	»	. . . . .	CCLXXI	»	»	»	»	»	88
	4 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	»	»	»	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	CCLXXVI	»	»	»	52	4 315	»
	—	»	. . . . .	CCLXXVII	»	»	»	»	»	127
	—	4 h.	. . . . .	CCLXXVII	»	»	»	51	4 235	»
	—	»	. . . . .	CCLXXIX	»	»	»	»	»	127

Lapin L.	15 mai 1885	»	Piqûre du cerveau aux lobes sphénoïdaux et occipitaux. .	»	2,500	»	»	»	»	»
	16 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	2,475	16	»	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	CCCI	»	»	»	38	3 155	»
	—	»	. . . . .	CCCII	»	»	»	»	»	91
	18 —	»	Nouvelle piqûre	CCCVII	»	16	»	40	3 320	»
	—	»	. . . . .	CCVIII	»	»	»	»	»	84
	22 —	»	. . . . .	»	2,540	»	40,3	»	»	»
Lapin M.	20 mai 1885	1 h.	Ablation au bistouri des parties corticales des deux hémisphères	»	2,730	15	39,6	»	»	»
	—	1 h. 15 m.	. . . . .	CCCXXVIII	»	»	»	40	3 320	»
	—	»	. . . . .	CCCXXIX	»	»	»	»	»	91
	—	3 h.	. . . . .	»	»	»	40,8	»	»	»
	21 —	»	Animal très affaibli (il a eu la veille des phénomènes d'excitation extrême, il est mouillé par son urine)	»	2,290	Étuve à 32	38,1	»	»	»
Lapin N.	21 mai 1885	2 h.	Cautérisation cérébrale assez profonde.	»	2,340	15	40	»	»	»
	—	4 h. 30 m.	. . . . .	CCCXXXII	»	»	41,8	43	3 570	»
	—	»	. . . . .	CCCXXXIII	»	»	»	»	»	95
	—	6 h. 25 m.	. . . . .	»	»	»	42,2	»	»	»
	22 —	»	. . . . .	CCCXXXIV	2,160	15	36,8	25	2 075	»
	—	»	. . . . .	CCCXXXV	»	»	»	»	»	70

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
					KG.					
Lapin N. (*Suite*).	23 mai 1885	»	Mort le matin. Lésions du corps opto-strié et du 3e ventricule; à l'endroit où les deux pédoncules cérébraux se séparent; les parties antérieures sont respectées, comme les lobes sphénoïdaux. Bulbe et protubérances intacts. . . .	»	2,040	»	»	»	»	»
	23 mai 1885	10 h.	Cautérisation profonde antérieure.	»	2,410	18	»	»	»	»
	—	2 h.	. . . . .	CCCXXXVIII	»	»	40°6	32	2 655	»
	—	»	(A 4 heures hémorragie assez notable.)	CCCXXXIX	»	»	»	»	»	75
	—	6 h.	. . . . .	CCCXL	»	18	39,8	31	2 575	»
Lapin O.	—	»	. . . . .	CCCXLI	»	»	»	»	»	69
	24 —	8 h.	. . . . .	CCCXLII	2,200	19	41,7	51	4 235	»
	—	»	. . . . .	CCCXLIII	»	»	»	»	»	131
	—	4 h.	. . . . .	»	2,130	»	41,1	»	»	»
	25 —	8 h.	. . . . .	»	2,040	»	40,2	»	»	»
	—	1 h.	. . . . .	»	1,920	»	40,05	»	»	»
	26 —	»	Mort dans la nuit. La cautérisation a été jusqu'aux corps opto-striés. Les lobes sphénoïdaux et occipitaux sont intacts. .	»	1,790	»	»	»	»	»

Lapin P.	28 mai 1885	8 h.	Cautérisation étendue et superficielle.	»	2,470	»	39,7	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	»	2,350	»	40,1	»	»	»
	29 —	1 h.	. . . . .	»	2,225	24	40,7	»	»	»
Lapin Q.	5 juin 1885	9 h.	Cautérisation antérieure et superficielle..	»	2,375	28	40,6	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	CCCLII	»	»	40,8	15	1 245	»
	—	»	. . . . .	CCCLIII	»	»	»	»	»	100
	—	6 h.	. . . . .	CCCLIV	»	»	41	23	1 910	»
	—	»	. . . . .	CCCLV	»	»	»	»	»	97
	6 —	9 h.	. . . . .	»	2,170	»	41,2	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	CCCLVIII	»	27	42,2	41	3 405	»
Lapin R.	6 juin 1885	9 h.	Cautérisation occipitale et médiane profonde qui provoque une excitation énorme et des sauts violents.	»	2,530	»	39,5	»	»	»
	—	9 h. 30 m.	. . . . .	»	»	»	40,5	»	»	»
	—	4 h.	. . . . .	CCCLIX	»	27	38	28	2 325	»
	—	»	. . . . .	CCCLX	»	»	»	»	»	91
	—	6 h.	Lésion des circonvolutions occipitales du pédoncule cérébral gauche et destruction du corps opto-strié gauche.	»	»	»	37,1	»	»	»
Lapin S.	6 juin 1885	2 h.	Cautérisation occipitale et médiane étendue.	»	2,620	27	40 1	»	»	»

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
Lapin S. (*Suite*).	6 juin 1885	4 h.	. . . . .	CCCLXI	KG »	»	40,8	29	2 410	»
Lapin T.	9 juin 1885	2 h.	Cautérisation des parties occipitales postérieures et du cervelet	»	2,595	24°	40°3	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	»	»	»	40,9	»	»	»
	10 —	1 h.	Nouvelle piqûre	CCCLIX	2,575	22	40,6	31	2 575	»
	11 —	1 h.	Nouvelle piqûre	CCCLXIX	2,375	»	»	42	3 485	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXX	»	»	»	»	»	108
	12 —	»	. . . . .	»	»	»	»	»	»	»
	—	1 h.	Piqûre plus profonde, phénomènes de rotation	»	»	»	41,35	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	»	»	»	39,8	»	»	»
	—	6 h.	Nulle paralysie, mais défaut d'équilibre.	»	»	»	39,9	»	»	»
	13 —	»	. . . . .	»	2,190	»	40,2	»	»	»
Lapin U.	13 juin 1885	»	Ce lapin est le lapin L, tout à fait guéri.	»	»	»	»	»	»	»
	10 —	1 h.	Nouvelle piqûre	»	2,760	»	40,5	»	»	«
	—	3 h.	. . . . .	»	»	»	39,9	»	»	»
	11 —	4 h.	. . . . .	CCCLXXIII	2,700	21	40,15	22	1 825	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXIV	»	»	»	»	»	68

Lapin U. (*Suite.*)	11 juin 1885	6 h.	. . . . .	»	»	»	40°15	»	»	»
	12 —	1 h.	. . . . .	CCCLXXV	»	21°	40,9	36	2 990	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXVI	»	»	»	»	»	90
	—	2 h.	Nouvelle piqûre	»	»	»	»	»	»	»
	—	4 h.	. . . . .	»	»	»	40,6	»	»	»
	16 —	»	Paraît guéri	CCCLXXXV	»	23	»	36	2 990	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXXVI	»	»	»	»	»	103
Lapin V.	9 mai 1885	»	Lapin qui a été piqué une seule fois le 9 mai et qui a une fracture accidentelle de la cuisse	»	2,670	»	»	»	»	»
	16 juin 1885	»	Paraît tout à fait guéri. . . .	»	2,770	23	40	»	»	»
	—	2 h.	Piqûre.	»	»	»	»	»	»	»
	—	3 h.	. . . . .	»	»	»	40,9	»	»	»
	—	6 h.	. . . . .	»	»	»	40,7	»	»	»
	17 —	»	. . . . .	»	2,600	»	40,2	»	»	»
	3 juill. 1885	»	. . . . .	»	2,650	»	»	»	»	»
Lapin W.	28 juin 1885	3 h.	Piqûre simple antérieure et assez profonde qui provoque une excitabilité extrême sans aucune paralysie. Cette expérience peut être considérée comme une des mieux réussies au point de vue de l'excitabilité cérébrale et de l'hyperthermie prolongée consécutive.	»	2,380	»	39,7	»	»	»
	—									

ESPÈCES.	DATES.	HEURES.	OBSERVATIONS.	NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	TEMPÉRATURE extérieure.	TEMPÉRATURE de l'animal.	CENTIMÈTRES cubes.	CALORIES.	RAPPORT p. 100.
Lapin W.	29 juin 1885	4 h.	. . . . .	»	»	»	41°8	»	»	»
	—	»	. . . . .	CCCCXV	2,330	22°	40,6	45	3 735	»
	3 juill. 1885	»	. . . . .	CCCCXVI	»	»	»	»	»	90
	—	»	. . . . .	CCCCXXX	2,350	22	40,55	39	3 235	»
	22 juill. 1885	»	. . . . .	CCCCXXXI	»	»	»	»	»	111
	23 —	»	Animal tout à fait bien portant, très excitable et très coureur.	»	2,770	»	41,8	»	»	»
				»	»	»	41,7	»	»	»
			AUTRES EXPÉRIENCES							
Lapin.	12 juin 1885	1 h.	Section de la moelle, la section n'est pas assez complète pour abolir toute la sensibilité . .	»	2,600	21	40,3	»	»	»
	—	2 h. 30 m.	. . . . .	CCCLXXVII	»	»	37,1	42	3 485	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXVIII	»	»	»	»	»	102
	13 —	»	. . . . .	CCCLXXXI	2,400	»	36	36	2 990	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXXII	»	»	»	»	»	95
Lapin.	16 juin 1885	4 h.	Section de la moelle (incomplète avec trace de motilité et de sensibilité)	»	2,880	25	40,1	»	»	»
	—	6 h.	. . . . .	CCCLXXXIX	»	25	38,5	31	2 575	»
	—	»	. . . . .	CCCLXC	»	»	»	»	»	100
	17 —	»	. . . . .	»	»	»	39,75	»	»	»
Lapin[1].	—	»	. . . . .	CCCXCVII	2,790	21	40,2	37	3 070	»
	—	»	. . . . .	CCCXCVIII	»	»	»	»	»	91

Lapin. .	9 juin 1885	»	A ce lapin, suture des deux paupières.	»	2,405	»	40	»	»	»
	10 —	»	. . . . .	»	2,420	»	40,1	»	»	»
	11 —	»	. . . . .	»	2,420	»	40,1	»	»	»
	12 —	»	. . . . .	»	2,300	»	41,35	»	»	»
	17 —	»	Suppuration des paupières et affaiblissement manifeste de l'animal.	CCCXCIII	2,180	24	41,1	»	3 570	»
	19 —	»	Mort.	CCCXCIV	»	»	»	43	»	107
Poule. .	15 juin 1885	1 h.	Cautérisation des lobes optiques et cérébraux.	»	»	»	»	»	»	»
	—	1 h. 30 m.	. . . . .	CCCLXXXIII	2,270	25	»	35	2 905	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXXIV	»	»	»	»	»	120
	—	»	Mort dans la nuit.	»	»	»	»	»	»	»
Canard. .	16 juin 1885	3 h.	Cautérisation superficielle du cerveau.	»	1,650	25	42,1	»	»	»
	—	4 h.	. . . . .	CCCLXXXVII	»	»	»	75	6 225	»
	—	»	. . . . .	CCCLXXXVIII	»	»	»	»	»	132
	—	5 h.	. . . . .	»	»	»	43,1	»	»	»
	17 —	»	Stupeur, non alimentation spontanée et absence totale de spontanéité.	CCCXCI	1,375	24	43,5	67	5 560	»
	—	»	. . . . .	CCCXCII	»	»	»	»	»	96
	18 —	»	. . . . .	CCCXCV	1,300	22	41,8	50	4 150	»

1. Cet animal, qui continuait à manger et paraissait, malgré sa paraplégie incomplète, tout à fait bien portant, est mort brusquement sans cause appréciable, sous mes yeux, après avoir été remué.

Prenons l'exemple du lapin J ; toujours sa production de chaleur est restée inférieure à celle des lapins normaux pris comme comparaison, soit égale à 100. Une heure ou deux environ après chaque piqûre nouvelle, la chaleur

1re piqûre, immédiatement après, 81 ; 2 heures après, 94.
2e piqûre, immédiatement après, 70 ; 2 heures après, 52.
3e piqûre, immédiatement après, 66 ; 2 heures après, 92.
4e piqûre, 80.
5e piqûre, immédiatement après, 72 ; 2 heures après, 75.
Et les jours suivants : 88, 90, 98, 83.

avait augmenté. Le lapin H peut mieux encore servir de type :

1re piqûre, une demi-heure après, 100 ; 2 heures et demie après, 112.
2e piqûre, une heure après, 108 ; 3 heures après, 130 ; le lendemain, 75 ; 2 jours après, 19.

Il m'a paru que, pendant la température extérieure très élevée, les effets d'une production de chaleur plus forte sont moins marqués que quand la température est basse. De sorte que l'expérience réussit d'autant mieux que la température extérieure est moins élevée.

Toutes les fois que la température de l'animal dépasse 41°, sa production de chaleur est plus forte qu'à l'état normal. Ainsi la production de chaleur suit une voie pour ainsi dire parallèle à la température organique. Quand celle-ci est élevée, la production de chaleur est augmentée ; quand elle est basse, la production de chaleur est diminuée. On ne peut donc pas attribuer à des effets vaso-moteurs l'abaissement ou l'élévation de la température ; car, s'il en était ainsi, on devrait observer le contraire ; c'est-à-dire, quand la température de l'animal dépasse 41°, le rayonnement serait diminué. Puisqu'on observe une augmentation dans le rayonnement, c'est qu'il y a non une rétention de chaleur, mais une production plus grande.

Ces faits peuvent évidemment être appliqués à la théorie

de la fièvre. De tout temps, on s'est demandé si l'hyperthermie de la fièvre était due à une rétention de chaleur ou à une production exagérée. Les expériences que j'ai données plus haut semblent prouver que, dans la fièvre traumatique nerveuse, c'est la production plus grande de chaleur qui détermine l'hyperthermie.

Bien d'autres expériences pourraient encore être faites au sujet des températures anormales, fébriles ou algides, sur les animaux. On arriverait à des résultats plus nets, je pense, que ceux indiqués plus haut. Mais j'ai voulu ici seulement faire connaître une méthode qui permet d'apprécier facilement et rapidement le rayonnement animal.

J'ai démontré, je pense, ce fait important en physiologie et en pathologie générale : que le système nerveux, indépendamment des effets vaso-moteurs, augmente ou diminue les combustions interstitielles. Son excitation les augmente; son affaiblissement les diminue[1].

1. M. Senator, rendant compte de mes observations calorimétriques, m'a fait une critique que je ne comprends pas très bien. J'aurais, d'après lui, mesuré non la production de chaleur, mais la perte de chaleur. Certes; mais qu'importe, si la température de l'animal est stationnaire ou à peu près! Je suppose qu'on veuille connaître la quantité d'eau que reçoit un lac, et qu'on ne puisse apprécier que son débit; si le niveau du lac reste le même — ce qui est le cas, puisque la température de l'animal ne varie que très peu — on pourra rigoureusement évaluer la quantité d'eau qui y afflue, en mesurant seulement la quantité d'eau qui en sort. C'est ce qui arrive quand, pour apprécier la production de chaleur, nous mesurons le dégagement de chaleur.

M. Ott avait en avril 1881 publié dans l'*American Journal of nervous diseases* le récit d'expériences analogues, mais non identiques, presque simultanément avec mes premiers travaux (voyez sa réclamation de priorité dans le *Centralblatt für med. Wiss.*, octobre 1885, p. 755).

A la suite de ma publication, mon collègue et ami Fredericq a rapporté aussi quelques expériences intéressantes; mais au fond ce n'est plus la même question, car il s'agit de traumatismes du mésocéphale et non de l'encéphale.

X

EXPÉRIENCES SUR LE POIDS DES ANIMAUX

Par M. Charles Richet

Si l'on place sur une balance sensible un animal vivant, on voit qu'il perd constamment une certaine partie de son poids. Cette perte est très notable, et, si la balance est sensible, on peut l'apprécier même sur des animaux d'assez petite taille. J'ai pensé qu'on pouvait inscrire cette perte de poids, et j'ai obtenu ainsi quelques résultats que j'exposerai brièvement.

I

Détails techniques.

Je dirai d'abord quelques mots de la balance. C'est une balance enregistrante dont le principe est très simple[1]. Soit une balance pesant 10 kilogrammes, et dont le fléau porte un long style articulé. A l'extrémité de ce style, flexible et léger à la fois, se trouve une plume inscriptrice chargée d'encre. Le

1. Elle a été construite par MM. Richard frères.

style inscrit alors tous les déplacements du fléau sur un cylindre rotatif, mû par un mouvement d'horlogerie. Toute oscillation du fléau se traduira sur le papier quadrillé qui entoure le cylindre.

Par suite de la disposition du centre de gravité de la balance, le déplacement du fléau est exactement proportionnel à la différence des poids placés dans l'un et l'autre plateau, et l'angle d'inclinaison est fonction du poids.

Mais, pour avoir des résultats comparables, un dispositif nouveau était nécessaire. En effet, dans nos expériences, nous avons des animaux de poids très différent, entre lesquels, par suite de l'énorme différence de poids brut, toute comparaison est impossible. Il faut évidemment que les courbes obtenues se rapportent toutes à un même poids d'animal vivant. Voici le moyen que j'ai employé :

Remarquons d'abord qu'une balance quelconque est, pour un même poids, d'autant plus sensible que le poids total à peser est moins considérable. Il fallait que la balance pesât toujours un seul et même poids, ne comportant que de minimes différences. A cet effet, il y a dans un des plateaux une tare qui reste invariable (6 kilogs dans mes expériences); dans l'autre plateau, celui où est l'animal, est toute une série de poids qu'on diminue ou qu'on augmente selon le poids de l'animal, jusqu'à ce qu'on soit arrivé à l'identité de poids dans les deux plateaux. Ainsi, dans un des plateaux est un poids K qui est constant, et dans l'autre plateau un poids égal à K composé de la somme A et B, A étant, je suppose, le poids de l'animal, et B étant le poids complémentaire qui, avec A, fait un poids égal à K.

Quant à la proportionnalité entre le poids de l'animal et la sensibilité de la balance, voici comment elle est obtenue. En arrière de la balance, il y a une tige supportant un plateau. Ce plateau est au-dessous du centre de gravité de la balance. Par conséquent, la sensibilité est d'autant moindre que le poids placé dans ce petit plateau est plus grand. Ainsi, en

plaçant des poids de plus en plus grands dans ce plateau, on rend de plus en plus faible la sensibilité de l'appareil.

Cela posé, voici comment on procède. Quand il n'y a aucun poids dans le petit plateau, la sensibilité est maximum. Je suppose alors qu'on place dans la balance un animal pesant 1 kilogramme. La courbe obtenue se rapportera à un animal de 1 kilogramme. C'est le poids que nous prendrons pour unité. Mais, si nous avons un animal de 2 kilogrammes, il faudra une sensibilité deux fois moindre. Or la balance est construite de telle sorte que, pour chaque 100 grammes en excédent de 1 kilogramme que pèse l'animal, il faut ajouter au petit plateau un poids de 10 grammes. Il s'ensuit que, pour un animal de 2 kilogrammes, il faudra ajouter au petit plateau un poids de 100 grammes. Cela diminuera de moitié la sensibilité de l'appareil, et la courbe obtenue par 2 kilogrammes d'animal aura une valeur deux fois moindre que la courbe de 1 kilogramme. Pour un animal de 3 kilogrammes, il aurait fallu ajouter un poids de 200 grammes, et ainsi de suite[1].

1. Les chiffres suivants indiqueront la marche de l'expérience et le réglage de l'appareil.

La balance ayant dans chaque plateau un poids fixe de 6 kilogrammes, nous avons les séries suivantes, exprimées en millimètres du papier inscripteur pour un poids de 10 grammes, ajouté aux 6 kilogrammes.

L'élément variable, c'est le poids ajouté au plateau supplémentaire central, poids qui diminue la sensibilité.

POIDS MIS DANS LA BALANCE SUPPLÉMENTAIRE.	VALEUR DE 10 GRAMMES EN MILLIMÈTRES DE PAPIER.
grammes.	
0	61
20	52
50	42
100	31
200	21
300	16

Ces chiffres montrent que la progression est sensiblement une droite, et non une courbe.

Supposons qu'il s'agisse d'un animal pesant 1 kilogramme. Une perte de son poids de 10 grammes donnera 61^{mm}. S'il pèse $1^{kg},200$, en mettant 20 grammes dans le petit plateau qui fait diminuer la sensibilité, la sensibilité de la balance sera moindre, dans le rapport de 52 à 61 ; mais, comme son poids sera dans le rapport de 12 à 10, le chiffre trouvé se compare au premier.

En effectuant les calculs, nous trouvons qu'on peut, sans grande erreur,

On comprend la nécessité de cette disposition. Les courbes obtenues avec un lapin de $3^{kg},500$ ne peuvent être comparées aux courbes que donne un lapin de 1 kilogramme, que si la sensibilité de la balance est trois fois et demie plus faible. Mais, grâce à ce nouveau dispositif, nous avons pour un animal de poids quelconque la perte de poids représentée par une courbe qui se rapporte toujours à une même quantité de matière vivante, soit à 1 kilogramme. Les courbes graphiques jointes à ce travail indiquent ces pertes de poids proportionnelles à 1 kilogramme. Elles ont toutes été prises directement par cette méthode. Ainsi, comme la sensibilité de la balance avait été rendue inversement proportionnelle au poids de l'animal, aucune correction n'a été nécessaire. La courbe a été obtenue d'emblée proportionnelle à 1 kilogramme.

Comme c'est pour 1 kilogramme que la sensibilité est maximum, il va de soi qu'il faut expérimenter avec des animaux pesant au moins 1 kilogramme. On peut cependant mettre dans la balance des animaux bien plus petits. Seulement il faut en mettre en nombre suffisant, de manière que leur poids total soit au moins de 1 kilogramme.

Les graphiques ont été disposés de telle sorte que l'écar-

mettre dans la balance supplémentaire le dixième du poids de l'animal excédant 1 kilogramme. Nous avons alors des chiffres très voisins.

POIDS DE L'ANIMAL.	POIDS AJOUTÉ A LA BALANCE supplémentaire.	SENSIBILITÉ de la BALANCE.	DÉPLACEMENT FINAL EN MILLIMÈTRES pour une perte de 10 grammes par kilogramme vif.
grammes.	grammes.		
1000	0	61	61
1200	20	52	62
1500	50	42	63
2000	100	31	62
3000	200	21	63
4000	300	16	64

Ces nombres 61, 62, 63, etc., indiquent le déplacement du fléau pour une perte de poids de 100 grammes, *proportionnelle* au poids de l'animal.

tement des lignes transversales représente 1 gramme[1]. Les divisions verticales marquent les temps. On peut avoir des cylindres rotatifs de vitesse variable. Dans les graphiques ci-joints, il s'agit toujours de vitesses maxima, c'est-à-dire d'un tour complet du cylindre effectué en une heure. Les raies verticales de ces figures sont séparées par un intervalle qui représente cinq minutes[2].

En somme, il s'agit là d'un appareil dont le maniement est des plus simples. Naturellement, il est d'une extrême précision, comme tout ce qui est indiqué par la balance, la donnée la plus exacte de toutes les données physiques.

Pour faire l'expérience, je plaçais l'animal dans une cage suspendue au fléau. Cette cage avait un double plancher dont la partie supérieure était percée de trous, de manière que l'urine et les excréments continuassent à être pesés sans souiller le pelage de l'animal.

II

Résultats expérimentaux.

Quand un animal vivant est placé ainsi sur un des plateaux de cette balance, on voit toujours, et cela sans exception, qu'il diminue de poids. Sur environ 150 expériences que j'ai faites, jamais je n'ai constaté soit l'immobilité de son

1. Il n'en est pas ainsi dans les papiers quadrillés que j'emploie. Chaque millimètre représente 0gr,165. C'est pour la commodité de la lecture que les lignes transversales des graphiques gravés ont un écartement qui diffère de l'écartement des papiers quadrillés.

2. Sur les papiers inscripteurs, il y a encore des lignes verticales, toutes les minutes; mais je les ai supprimées sur les planches, afin de ne pas nuire à la netteté.

poids, soit à plus forte raison une augmentation de poids. Je crois devoir mentionner le fait, si vraisemblable qu'il soit, attendu que le contraire a été soutenu. M. Constantin Paul m'a montré un appareil très ingénieux qu'il a fait construire par M. Redier, et avec lequel il a fait de nombreuses pesées de malades. Or, dans ces conditions, il a vu quelquefois les individus placés sur cette balance augmenter de poids. Ce serait là un résultat des plus intéressants, s'il était confirmé. Mais, comme l'appareil est très compliqué, j'incline à croire que cette augmentation de poids n'est qu'apparente, et qu'il y a une erreur d'interprétation ou un dérangement quelconque du mécanisme. Si je me permets cette conclusion, c'est que je n'ai jamais vu augmenter le poids des animaux à sang chaud mis dans ma balance, et que, d'ailleurs, il faudrait supposer deux phénomènes assez invraisemblables : une absorption d'azote et d'oxygène plus considérable en poids que l'exhalation d'acide carbonique, et une absorption d'eau plus forte que l'exhalation.

Ainsi, constamment, les animaux mis sur la balance diminuent de poids. Cette diminution est même très rapide, et on ne s'en fait pas une idée quand on n'a pas soi-même tenté l'expérience. Un lapin de 3 kilogrammes, par exemple, trace par sa perte de poids une courbe très accentuée. Alors on peut suivre les oscillations de cette courbe, ce qui a assurément quelque intérêt au point de vue des phénomènes généraux de la nutrition.

Cette perte de poids est fonction de trois éléments : 1° augmentation par absorption d'oxygène ; 2° diminution par perte de poids d'acide carbonique ; 3° diminution par perte de poids d'eau, soit exhalée par les poumons, soit évaporée par la peau.

Je laisse de côté les diminutions brusques de poids par l'émission d'urine ou de matières fécales. En effet, cette émission d'urine et de matières fécales est en réalité constante, puisque constamment les reins et l'intestin fonctionnent. Mais

on ne saurait l'enregistrer qu'en faisant des fistules, ce qui aurait de plus graves inconvénients que les avantages qu'on en retirerait.

Ainsi, en négligeant l'émission de matières solides et liquides par les reins et par l'intestin, nous pouvons, à l'aide de la balance, inscrire minute par minute les changements du poids de l'animal.

Pour avoir des chiffres comparables à ceux que les physiologistes ont recueillis en grand nombre sur les échanges gazeux respiratoires, nous rapporterons tous les chiffres obtenus à 1 kilogramme et à une heure. En se reportant alors aux tracés ci-joints, on verra la relation de ces données diverses. Il s'agit toujours de 1 kilogramme d'animal. Chaque tour du cylindre représente une heure, de sorte que les écartements de deux lignes transversales des courbes graphiques indiquent qu'il s'est écoulé un intervalle d'une heure. Les traits forts sont les courbes graphiques de l'inscription par la balance. Les traits fins transversaux indiquent des différences de poids de 1 gramme en plus, si l'on va en montant, en moins, si l'on va en descendant. On voit, que dans tous nos graphiques il s'agit toujours d'une diminution de poids qui se rapporte toujours à 1 kilogramme de poids vif. L'écartement des lignes verticales est une durée de cinq minutes.

Un premier fait se dégage de la plupart de mes expériences, c'est que le coefficient de dénutrition est inversement proportionnel au poids de l'animal. Autrement dit, les animaux de grande taille perdent, relativement à leur poids, beaucoup moins que les petits. C'est là une loi de physiologie générale extrêmement importante, si importante qu'elle me paraît dominer toutes les autres conditions biologiques[1].

Ainsi, prenant les chiffres qui représentent la moyenne

1. Voyez plus haut ce que j'ai dit pour les phénomènes de rayonnement calorique chez les êtres de taille différente, p. 147 et suiv.

de nombreuses expériences, nous trouvons l'échelle hiérarchique suivante[1] :

	grammes.
Pigeon de 400 grammes	6,9
Canard de 1 300 grammes	3,5
Chien de 2 500 grammes	1,8
Lapin de 2 800 grammes	1,75

Les figures ci-jointes sont destinées surtout à démontrer

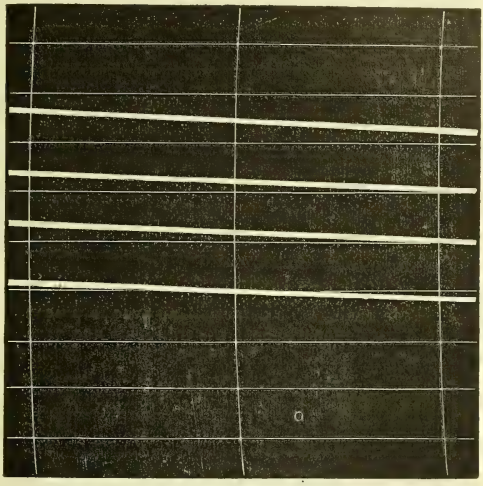

Fig. 62. — Lapin de 2 400 grammes.

Pour cette figure, les indications générales sont les mêmes que pour les figures suivantes. On les lit de gauche à droite et de haut en bas. Les lignes verticales, très légèrement incurvées, marquent les temps. L'espace qui sépare deux de ces lignes verticales représente 5 minutes. Les lignes horizontales marquées en un trait fin sont écartées l'une de l'autre d'un intervalle qui répond à 1 gramme pour 1 kilogramme d'animal. Par suite de la vitesse de rotation du cylindre, la plume inscriptrice revient au même point de la ligne verticale juste une heure après. Par conséquent, une droite qui coupe deux lignes horizontales parallèles successives, les coupe à une heure de distance. Les lignes horizontales marquées en un trait épais indiquent la perte de poids subie par l'animal. On comprend alors que l'écartement de ces lignes superposées mesure la perte de poids en une heure. La mesure absolue se fera très facilement, puisque les traits fins des lignes horizontales coupent les lignes verticales par tranches qui représentent 1 gramme.

Si l'on se reporte à ce que nous disons dans le texte sur la perte de l'eau correspondant pour 1 gramme à 575 calories, on voit que très approximativement l'écartement de deux lignes transversales représente par heure et par kilogramme une perte, par le poumon, de la moitié d'une grande calorie.

cette hiérarchie. On voit tout de suite que l'écartement de

1. Chacun de ces chiffres représente en grammes la perte de poids d'un animal par kilogramme et par heure.

deux tracés transversaux est maximum dans la figure 66, pi-

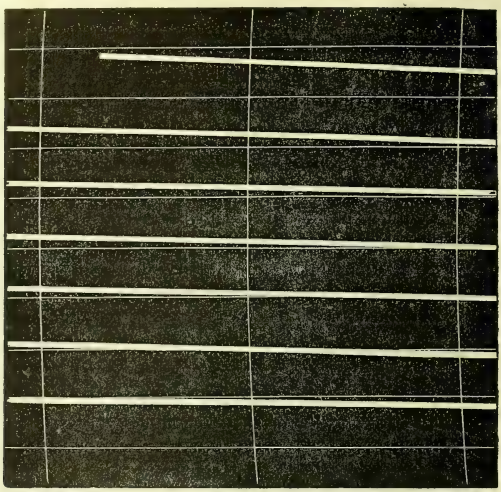

Fig. 63. — Lapin de 2420 grammes.

On voit la très grande analogie de ce graphique avec le précédent. On remarquera aussi qu'au début de l'inscription l'animal a perdu plus que dans les heures qui ont suivi.

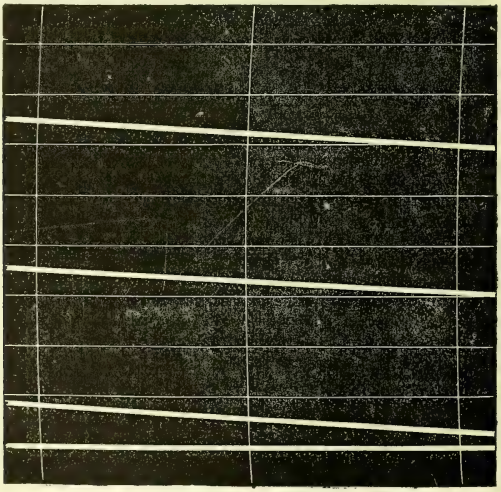

Fig. 64. — Cobayes de 156 grammes.

geon de 437 grammes; puis vient la figure 64, cobaye de 156 grammes; puis la figure 65, canard de 1250 grammes. Les

rois autres figures se rapportent à des lapins (fig. 62 et 63),

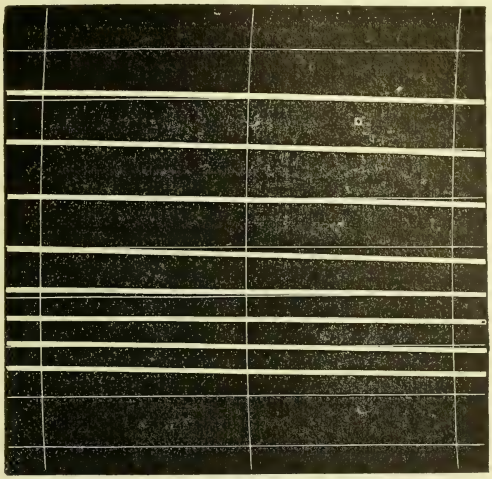

Fig. 65. — Canard de 1 250 grammes.

La perte de poids est presque aussi grande que chez un cobaye de poids bien moindre.

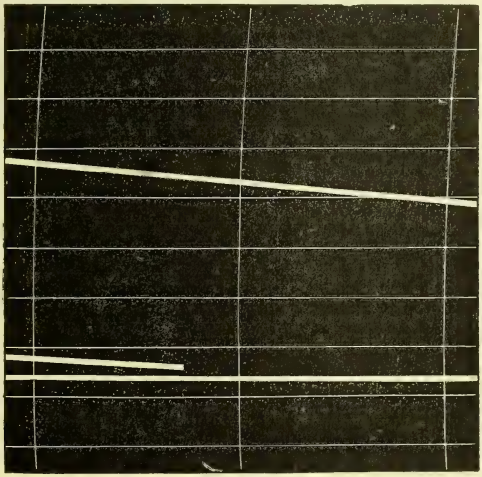

Fig. 66. — Pigeons de 437 grammes.

Les oiseaux perdent plus que les cobayes et les lapins. Ainsi ce pigeon a une courbe plus descendante qu'un cobaye pesant moins (fig. 66).

à un chat (fig. 67), pesant 2 400, 2 420 ou 2 900 grammes. Assurément, il apparaît bien que la hiérarchie est conser-

vée entre la taille de l'animal et son coefficient de dénutrition; mais il semble pourtant qu'il y a une exception à cette loi. En effet, les pigeons de 437 grammes ont perdu manifestement plus que les cobayes de 156 grammes. Mais cela ne doit pas surprendre; car, chez les oiseaux, les phénomènes de dénutrition sont bien plus actifs que chez les animaux mammifères, et la presque totalité de l'eau qu'ils perdent est perdue par les

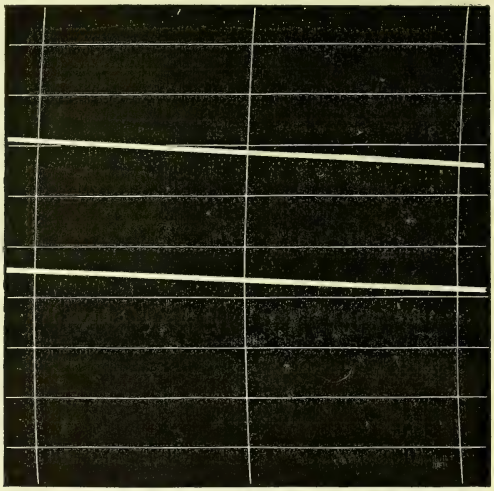

Fig. 67. — Chat de 2900 grammes.
Il a perdu plus au début qu'à la fin, étant alors couché et immobile, et perdant très peu de son poids.

poumons, non par la peau ou par les reins, comme chez les mammifères, de sorte que cette perte de poids s'inscrit sur la balance. A part cette exception, on voit bien que, sur ces huit figures, les pertes de poids sont d'autant plus grandes, par heure et par kilogramme, que l'animal est plus petit. C'est là, je le répète, une loi générale, d'une importance tout à fait prépondérante en biologie, et qui, au premier abord, est faite pour surprendre. On ne voit pas, en effet, pourquoi un animal qui pèse peu doit rendre par les poumons moins d'eau qu'un animal qui pèse beaucoup. Cependant, dans une certaine mesure, cela s'explique, si l'on admet que l'exhalation

d'eau est un phénomène de vie des tissus, et qu'elle est par conséquent dépendante, comme tous les phénomènes chimiques de l'organisme, du plus ou moins d'activité des tissus. Ainsi, chez les animaux vivants, tout marche ensemble : perte d'acide carbonique, absorption d'oxygène, dégagement de chaleur, exhalation d'eau. Les faits suivants vont d'ailleurs

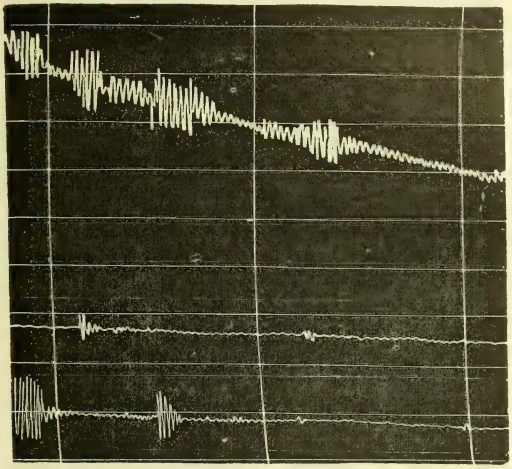

Fig. 68. — Chien de 2400 grammes mis au soleil.

On voit que, pendant qu'il est au soleil (ligne supérieure) la perte de poids est très rapide. Elle est normale quand il n'est plus au soleil (dans les deux lignes inférieures).

bien montrer à quel point cette diminution de poids est une fonction liée à la respiration.

Analysons, en effet, cette perte de poids, perpétuelle et presque nécessaire, de tout animal vivant. Elle ne peut assurément pas tenir à la perte d'acide carbonique. En effet, quand on perd un volume d'acide carbonique, soit 2 grammes, on absorbe environ $1^{l},4$ d'oxygène, qui représente un poids de $1^{gr},95$ d'oxygène, soit seulement $0^{gr},05$ de diminution de poids. Or un lapin normalement excrète par heure et par kilogramme environ 1 gramme d'acide carbonique, d'après Regnault et Reiset, et absorbe à peu près $0^{gr},95$ d'oxygène. Donc la perte de poids due aux échanges gazeux n'est que

de $0^{gr},05$, ce qui est presque négligeable, pour une perte totale de $1^{gr},75$.

D'autre part, la transpiration cutanée est nulle ou presque nulle chez la plupart des mammifères et des oiseaux soumis à ces expériences. C'est donc, en dernière analyse, l'exha-

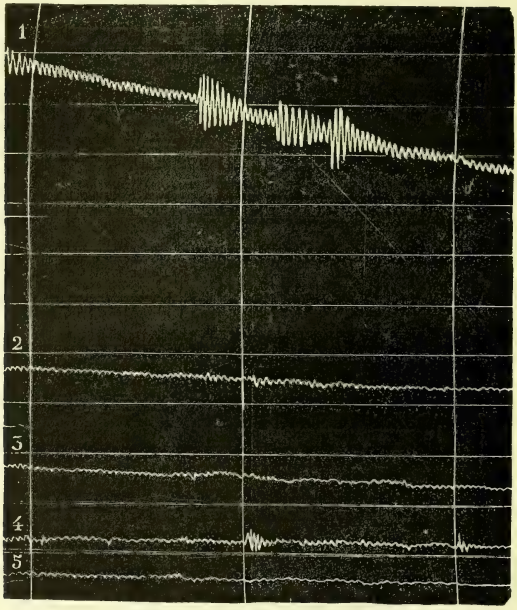

Fig. 69. — Même chien électrisé.

Sa température au début de la ligne est de 43°,5. Les lignes 2, 3, 4 et 5 indiquent sa déshydratation successive d'heure en heure, la ligne 2 étant la ligne de déshydratation de la deuxième heure, et ainsi de suite. L'intervalle entre 1 et 2 représente la perte de poids dans la première heure. On voit que la perte de poids diminue, de manière à être très faible pour la quatrième heure, l'animal étant revenu à sa température primitive, couché dans la cage et à peu près immobile,

lation d'eau par les poumons dont on inscrit la courbe, quand on enregistre la diminution de poids d'un animal vivant placé sur la balance. Le chiffre obtenu est sans doute un peu trop fort, puisqu'il comprend à la fois la transpiration cutanée (qui n'est pas tout à fait nulle) et le léger excès en poids de l'acide carbonique perdu sur l'oxygène gagné ; mais d'une manière générale, à un dixième près, c'est l'évaporation d'eau

par les poumons que nous enregistrons avec notre balance inscriptrice.

Nous voyons alors la loi indiquée plus haut devenir très simple : la perte d'eau par le poumon est proportionnelle à la respiration. Ce sont donc les mouvements respiratoires qui règlent le plus ou moins de dénutrition, ou mieux de déshydratation de l'animal [1].

A posteriori, cette relation est mise en évidence par les résultats suivants, qui prouvent que toutes les causes qui activent la respiration activent la déshydratation de l'animal. Inversement, toutes les causes qui ralentissent les mouvements respiratoires tendent à diminuer la déshydratation pulmonaire :

	grammes.
Pigeon normal	9,8
Pigeon { au repos	3,2
Pigeon { agité	12,0
Le même à jeun depuis 24 heures	5,8
— — depuis 35 heures	11,0
Pigeon à jeun depuis 30 heures	4,2
— — depuis 48 heures	2,3
— — depuis 72 heures (agité)	6,3
— — depuis 96 heures (pendant la nuit)	1,7
Autre pigeon normal, pendant la nuit	3,0

D'abord, toutes les courbes graphiques de poids indiquent ceci : c'est que, dès qu'il y a mouvement musculaire, aussitôt la perte de poids augmente. A la vérité, les mouvements déterminent des oscillations considérables du fléau et, par conséquent, de la plume inscriptrice ; mais, si l'on prend le point de départ et le point d'arrivée de ces oscillations, on voit bien que, dans l'ensemble, la descente est toujours plus rapide

1. Aussi bien me paraît-il préférable de ne pas employer le terme de coefficient de *dénutrition,* qui n'est pas exact, puisque la dénutrition suppose à la fois l'excrétion urinaire, l'excrétion pulmonaire, l'émission de matières fécales, toutes données que la balance enregistrante ne peut pas fournir. En employant l'expression de coefficient de *déshydratation,* nous sommes plus près de la vérité.

que dans le cas où il y avait repos complet. Il ne faut pas songer à un frottement exagéré de la plume dans le cas de repos. Je me suis assuré que le frottement est nul ou absolument négligeable. C'est donc bien une perte de poids plus rapide, quand l'animal s'agite et se débat dans sa cage.

La moyenne du coefficient de déshydratation pulmonaire étant de 7 grammes, pour des pigeons pesant environ 400 grammes, nous avons les variations suivantes dépendant de l'état de mouvement ou d'immobilité :

	grammes.
Pigeon venant de subir l'ablation des hémisphères cérébraux et extraordinairement remuant.	29,1
Même pigeon, le lendemain, dans un état semi-comateux. .	2,0

Ces deux chiffres sont très intéressants. Ils prouvent à quel point l'excitabilité du système nerveux, se traduisant par des respirations plus actives, peut modifier les quantités de l'eau exhalée par les poumons.

Les pigeons à jeun perdent moins que les autres; mais c'est encore, ce semble, l'activité plus ou moins grande de la respiration qui détermine une perte de poids plus ou moins grande. En effet, si un pigeon à jeun s'agite et se débat, il perd beaucoup plus qu'un pigeon normal qui est immobile.

Ainsi, un pigeon, à jeun depuis quatre jours, mais éveillé et encore actif, perd plus qu'un pigeon normal pendant la nuit, dormant et immobile.

Sur beaucoup de mes tracés, on voit nettement cette influence. L'animal, au moment où on le met dans la cage, se débat, cherche à s'échapper; mais, à la longue, il se calme, s'accroupit, s'endort même, et alors on voit la perte de poids forte au début, devenir graduellement de plus en plus petite, suivant très exactement le plus ou moins de mouvements et, par conséquent, de respirations de l'animal.

Sur les graphiques que je donne ici, on ne voit pas aussi nettement cette influence des mouvements, car, afin de rendre la lecture facile, j'ai fait supprimer les oscillations dues au

déplacements de l'animal, et je n'ai laissé que la direction générale des lignes de descente. Cependant, sur les figures 65 et 69, et surtout sur la figure 69, on voit que la perte de poids va en diminuant au fur et à mesure que l'expérience se continue. A vrai dire, il y a là sans doute une autre influence encore que celle du mouvement : c'est celle de l'alimentation. Il s'agissait d'un chat venant de manger, et il est vraisemblable qu'immédiatement après son repas la respiration de cet animal était plus active que quelques heures après.

L'influence des mouvements se retrouve sur d'autres animaux que les pigeons. Voici quelques chiffres se rapportant à un canard de 1 300 grammes :

	grammes.
Pendant le jour, agitation	5,2
— très calme	3,2
— très calme	4,0
Pendant la nuit	1,6

Pour un autre canard de 1 080 grammes, venant de manger :

	grammes.
Immédiatement après, très calme	4,4
Deux heures après, très calme	3,2
Quatre heures après, très calme	3,0

Dans des expériences entreprises avec M. Hanriot, nous avons pu montrer que la proportion centésimale de l'air expiré ne se modifie guère par le fait de l'alimentation; que, par conséquent, la totalité de l'acide carbonique excrété et de l'oxygène absorbé augmente toujours en même temps que la ventilation pulmonaire. L'exhalation d'eau par les poumons doit suivre une marche analogue.

Sur les lapins normaux, le coefficient d'exhalation pulmonaire est $1^{gr},75$. Mais ce chiffre est naturellement très variable, aussi variable que la fréquence des mouvements respiratoires, si facile à modifier par quantité de causes.

L'exemple suivant montrera comment l'alimentation fait

croître l'exhalation pulmonaire. Un lapin de 1 870 grammes, venant de manger, a eu, comme coefficient d'exhalation :

	grammes.
Midi	1,2
1 heure	1,0
2 heures	1,0
3 heures	1,2
6 heures	1,0
8 heures	0,6
9 heures	0,6
11 heures	0,5

Voici d'autres faits parlant dans le même sens :

	grammes.
Lapin à jeun depuis 24 heures	2,0
— — 48 heures	0,7
— — 96 heures	0,3

Ce même lapin est encore soumis au jeûne, mais je me suis alors aperçu que, par suite d'une erreur du garçon de laboratoire, il recevait encore quelque nourriture. A partir du 5e jour, il n'a donc été soumis qu'à un jeûne incomplet :

	grammes.
Le 5e jour	0,8
Le 6e jour	1,4
Le 7e jour	0,6

Le 8e jour, il est richement alimenté : on trouve alors :

	grammes.
Immédiatement après	2,34
Deux heures après	2,90

On voit donc à quel point l'alimentation et l'intensité de l'exhalation pulmonaire marchent parallèlement : ce parallélisme est dû, selon toute vraisemblance, à la fréquence plus grande de la ventilation pulmonaire immédiatement après un repas.

Chez les lapins, comme chez les pigeons, l'état du système musculaire a toujours une importance prépondérante. Ainsi,

après injection de $0^{gr},002$ de strychnine, dose qui provoqua du tétanos et de l'anhélation, un lapin a eu d'abord $2^{gr},8$, puis $2^{gr},5$, chiffres notablement supérieurs à la moyenne.

La piqûre du cerveau paraît à peu près sans influence :

	grammes.
Lapin venant d'être piqué.	1,5
Même lapin, le lendemain, très calme.	1,2
Autre lapin, opéré la veille, très calme.	1,1
Lapin, opéré depuis deux jours, dans le coma. .	0,5

Je m'attendais à voir croître énormément le coefficient d'exhalation, à la suite d'injections putrides, qui devaient, pensais-je, amener une sorte d'état fébrile; mais c'est le contraire qui a eu lieu, ce qui n'a rien de bien surprenant, puisque, en général, les injections putrides, faites au lapin, donnent plutôt de l'hypothermie que de la fièvre.

Cependant, il est une influence plus efficace encore que toutes les autres pour faire croître la fréquence des respirations, et, par conséquent, l'intensité de l'exhalation pulmonaire : c'est la chaleur extérieure. Quand un chien (ou un lapin) se trouve exposé à une température élevée, aussitôt, pour se refroidir, il respire avec un rythme qui est d'une fréquence extraordinaire. C'est ce qu'on a nommé assez mal à propos la *dyspnée thermique*, et ce que je propose d'appeler la *polypnée thermique*. En effet, il n'y a pas là de dyspnée dans le sens étymologique du mot, qui signifie difficulté de la respiration. Il vaut mieux l'appeler *polypnée*, ce qui veut nettement dire respiration, ou plutôt ventilation plus active.

J'ai pu étudier cette polypnée chez le chien, et montrer qu'elle est de nature tantôt centrale, tantôt réflexe.

Or cette polypnée thermique a un rôle qui est précisément une évaporation pulmonaire plus active. Le fait de perdre de l'eau dans les poumons, alors qu'elle passe de l'état liquide à l'état gazeux, détermine une perte de chaleur qui empêche l'animal de s'échauffer au delà des justes limites. C'est le procédé que les animaux, non susceptibles d'évaporation

cutanée, emploient pour se maintenir à leur niveau normal de température, quand le milieu extérieur est très élevé.

Chez le lapin et le cobaye, ce procédé de refroidissement est le même que chez le chien. Aussi, quand on place un lapin ou un cobaye dans un milieu très chaud, voit-on aussitôt le poids diminuer rapidement, conséquence de l'évaporation pulmonaire très active qui a lieu alors.

	grammes.
Lapin normal.	1,75
Lapin dans l'étuve.	6,0
— —	6,6

	grammes.
Chien de 2 500 grammes, normal.	1,75
Le même chien dans l'étuve..	3,1
Cobaye de 205 grammes dans l'étuve. Première heure. . . .	48,0
— — — De la 2e à la 6e heure..	19,6
— — — De la 16e à la 18e heure..	11,8

Ce petit cobaye, qui pesait 205 grammes, a perdu en poids absolu 52 grammes au bout de dix-huit heures de séjour à l'étuve, de sorte que son poids, après dix-huit heures d'étuve, n'était plus que de 153 grammes. Cette énorme perte de poids est en somme un phénomène de déshydratation par l'intermédiaire principalement de l'évaporation pulmonaire.

Voici des expériences, faites sur des cobayes, qui montrent, quoique avec quelque irrégularité, l'influence de la taille, influence dont j'ai déjà parlé plus haut :

	grammes.
Cobaye de 52 grammes	10,9
— de 105 grammes	3,6
— de 122 grammes	4,9
— de 185 grammes	8,2
— de 750 grammes	3,1

Citons encore des mesures faites sur un chien de 2 500 grammes et sur un jeune chat de 1 870 grammes.

	grammes.
Chien, état normal.	1,75
— remuant	2,3
— —	1,9

	grammes.
Chien tranquille	1,6
— couché et dormant	1,4
Chat, remuant	1,3
— couché et calme	0,9
— calme	1,0

L'expérience est plus démonstrative encore sur des chiens placés au soleil. En général, quand un chien est exposé au soleil, sa température ne s'élève pas sensiblement, car, presque aussitôt, sa respiration s'accélère de telle sorte qu'il se refroidit. Dans ce cas, on voit simultanément survenir une perte de poids considérable, comme l'indiquent les chiffres suivants :

	gramme
Chien normal de 2800 grammes, très calme	0,95
Le même, très calme, au repos	1,68
Mêmes conditions	1,10
Le même, au soleil tamisé par une toile	2,38
Le même, à l'ombre, par une température élevée	2,38
Le même, au soleil	5,25
— —	8,1
— —	8,7
— —	8,06

Dans cette dernière expérience il y a eu deux périodes, l'une pendant laquelle il y a eu une anhélation, pas très marquée, avec une déshydratation de $6^{gr},72$; l'autre, avec une anhélation forte et une déshydratation de $10^{gr},75$.

Examinons la valeur de ces nombres au point de vue de la perte de chaleur. La chaleur de volatilisation de l'eau est, à 37°, de 575 environ, d'après Regnault. Si nous prenons, comme moyenne de nos chiffres de déshydratation au soleil, le nombre de 8 grammes par kilogramme d'animal, cela nous donne pour notre chien, par kilogramme, une perte de 4600 calories, perte énorme, qui est supérieure à la production normale de chaleur chez un chien de ce poids.

C'est là un fait intéressant, d'ailleurs facile à expliquer. Un chien exposé au soleil, même s'il ne produisait pas de

chaleur, devrait s'échauffer comme s'échaufferaient tous les objets inertes. Il doit donc, pour ne pas mourir d'hyperthermie, se refroidir, et il se refroidit en évaporant de l'eau par ses poumons. L'intensité de ce refroidissement est extrême, et nous est bien indiquée par ce chiffre de 4 600 calories par kilogramme et par heure.

Ainsi, avec la balance enregistrante, nous pouvons mesurer avec une assez grande approximation un phénomène thermique, la perte de chaleur par l'évaporation pulmonaire. Cette évaluation mesurerait la perte de chaleur totale subie par l'animal, et serait irréprochable si la température ambiante était égale à la température de l'animal, et si le rapport de l'oxygène absorbé à l'acide carbonique dégagé était toujours de 0,7, comme c'est le cas le plus fréquent. Il y a là toute une série d'expériences intéressantes à faire, sur lesquelles, pour le moment, je me contente d'appeler l'attention [1].

Conclusions.

Si maintenant nous reprenons ces faits dans leur ensemble, nous retrouvons une loi générale qui s'en dégage.

C'est d'abord que tout animal à sang chaud, par cela seul qu'il vit et qu'il respire, perd à chaque instant une certaine quantité de son poids. C'est une perte perpétuelle, alors que l'augmentation est intermittente, pendant les repas.

En analysant les causes de cette perte de poids, nous avons vu que c'est une perte d'eau par les poumons, le gain

1. M. d'Arsonval (*Bull. Soc. Biol.*, 27 décembre 1884, p. 767) a appelé coefficient de partage thermique le rapport entre la quantité de chaleur perdue par le poumon et celle qui est perdue par la peau, dans le même temps. Plus la température extérieure s'élève, plus la quantité de chaleur perdue par la peau est faible; par conséquent, plus le coefficient s'élève; si la température extérieure est plus élevée que celle de l'animal, la quantité de chaleur perdue par la peau devient négative, c'est-à-dire qu'elle devient une augmentation de chaleur.

d'oxygène compensant à peu près (en poids) la perte d'acide carbonique.

Mais ce qu'il y a de remarquable, c'est que cette perte d'eau est réglée par la respiration.

Toute cause qui accélère la respiration accélère aussi la déshydratation pulmonaire, que ce soit la petite taille de l'animal, ou un exercice violent, ou une alimentation copieuse. Ainsi le bulbe, qui règle la quantité d'acide carbonique à éliminer ou d'oxygène à absorber, est aussi l'appareil qui règle les proportions d'eau qui vont être éliminées par les voies aériennes.

Mais cette perte d'eau, bien plus considérable chez les oiseaux que chez les mammifères, n'a pas en elle-même une très grande importance, puisque le rein peut suppléer à l'élimination aqueuse. Ce qui lui donne de l'importance, c'est qu'elle est l'agent actif du refroidissement. Plus un animal respire vite, plus il se refroidit, plus il perd de son poids. Il y a entre ces faits simultanés une étroite relation, des plus intéressantes à étudier, qui montre à quel point tous les phénomènes physiologiques sont liés les uns aux autres.

Voici un animal, je suppose, dont la température est de 40°. Sa respiration ayant lieu 30 fois par minute, il perd 2 grammes d'eau par heure. Mais s'il vient à faire des mouvements précipités, sa température tendra à s'échauffer, et même ira à 41°, s'il ne se produit quelque cause de refroidissement. Il faut donc qu'il puisse se refroidir, et c'est précisément l'exhalation pulmonaire qui produit ce refroidissement. Ainsi, par le fait d'un rythme respiratoire qui de 30 monte à 60, je suppose, l'animal conservera sa température normale, malgré l'échauffement considérable que les contractions musculaires plus actives provoquent dans l'organisme entier.

En même temps il perdra de son poids, il se désassimilera plus vite, et il aura besoin de réparer ses forces, ses pertes en carbone et en eau, par une alimentation plus abondante.

C'est le système nerveux qui est le grand régulateur de ces actions admirablement harmoniques. Le bulbe rachidien, qui excite les mouvements de l'inspiration, est plus ou moins actif selon la teneur du sang en acide carbonique et en oxygène, selon la température du sang, et aussi selon la température du milieu extérieur. Quand l'animal est immobile, il fait peu de chaleur, et alors il n'a pas besoin de se refroidir. Aussi les respirations sont-elles peu fréquentes, la perte de poids minime, et le refroidissement, dû à l'évaporation pulmonaire, réduit à son minimum. Au contraire, quand l'animal se meut, et quand il fait des mouvements violents, il s'échauffe beaucoup, produit beaucoup d'acide carbonique, consomme beaucoup d'oxygène; la respiration devient alors très active, et, par cette ventilation plus énergique, le sang ne dépasse pas son niveau normal de température, perd l'excès d'acide carbonique, et prend l'excès d'oxygène, dont il a besoin pour suffire à une consommation plus forte.

Ainsi, c'est la respiration qui règle à la fois la proportion des gaz du sang et la température du sang. Il semble que la nature ait prévu que, toutes les fois qu'il se forme plus d'acide carbonique, la température du corps tend à s'élever; de sorte qu'elle a chargé la même fonction organique, à savoir la ventilation pulmonaire, de produire à la fois ces trois phénomènes : le refroidissement, l'absorption d'oxygène et l'exhalation d'acide carbonique.

XI

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE LA CALORIMÉTRIE
CHEZ L'HOMME

Par M. P. Langlois.

I

Les recherches sur la production de chaleur chez l'homme par des méthodes de calorimétrie directes sont peu nombreuses, et nous n'avons jusqu'ici que les travaux de Liebermeister, de Leyden, de Kernig et d'Hatwig, dont les procédés ont soulevé de sévères critiques.

Sur les conseils de M. Charles Richet, et avec son calorimètre à siphon, j'ai entrepris une série de recherches sur la radiation calorique de l'enfant.

Ce sont, je crois, les premières recherches de calorimétrie directe totale qui aient été faites sur l'homme.

Ce travail est loin d'être complet. J'ai dû laisser de côté certaines questions présentant cependant un grand intérêt :

telles les questions des vêtements divers, de l'alimentation, des médicaments, principalement des antipyrétiques ; autant de points que l'insuffisance des observations ou l'obscurité des résultats ne m'ont pas permis de traiter actuellement avec assez d'autorité et qui demandent de nouvelles recherches.

Après un court historique de la question et l'exposé technique de la méthode employée, j'indique dans le troisième chapitre les résultats obtenus en étudiant l'influence des causes extérieures, traitant en dernier lieu l'influence de la taille et des modifications apportées dans la thermogénèse par quelques états morbides.

Mes recherches ont singulièrement été facilitées par la bienveillance de M. le professeur Grancher, qui a mis à ma disposition les ressources de son service de clinique et de son laboratoire; j'ai pu ainsi poursuivre mes études sur la chaleur pendant deux années consécutives, tout en profitant de l'enseignement de ce maître dévoué.

Grâce à l'obligeance de M. Sevestre, j'ai pu combler une lacune de mon travail en étudiant les modifications de la thermogénèse chez des enfants élevés au sein. Les expériences faites aux Enfants-Assistés dans le cabinet de M. Sevestre ont été poursuivies dans d'excellentes conditions et ont complété heureusement les recherches faites dans le service de M. Grancher.

II

Historique.

L'étude de la chaleur animale date de Lavoisier. « Il était réservé, dit Gavarret, à l'homme qui venait de renverser la théorie surannée du phlogistique de poser les bases inébranlables de la théorie de la respiration et de la

calorification, de cette même main qui traçait en caractères ineffaçables l'immortelle monographie de l'oxygène. »

Depuis Lavoisier de nombreux travaux ont été entrepris pour déterminer la quantité de chaleur produite par les animaux. Ces recherches peuvent être rangées en trois groupes suivant la méthode suivie.

Gavarret désigne, sous le nom de méthode directe, celle qu'ont employée Lavoisier[1], Dulong[2], Despretz[3], Regnault et Reiset[4], Andral et Gavarret[5], Liebermeister, Fredericq[6], etc., ayant pour objet de calculer la chaleur produite par l'être vivant d'après la quantité d'acide carbonique exhalée.

Ces recherches très nombreuses, exécutées à l'aide d'appareils variés et par des expérimentateurs habiles, ne semblent pas devoir conduire au but cherché : la quantité de chaleur produite en un temps donné.

C'est l'opinion de Regnault[7], qui s'exprime ainsi : « L'acide carbonique exhalé n'est pas seul à mesurer l'énergie des oxydations de l'organisme. On ne peut par ce moyen se rendre compte de la chaleur produite. Le phénomène est beaucoup plus complexe : tout mouvement se traduit par de la chaleur, toute action chimique donne de la chaleur ou du froid, tout passage dans le sang des aliments qui se liquéfient change encore la température. Il ne faut donc pas chercher une mesure de la chaleur engendrée dans le calcul de l'acide carbonique formé.

La deuxième méthode, appelée indirecte par Gavarret, a été employée par Boussingault[8], Liebig[9] et Barral[10]. Cette

1. Lavoisier, *Œuvres complètes*, t. II, p. 283.
2. Dulong, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. I, p. 440.
3. Despretz, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. XXVI, p. 327.
4. Regnault et Reiset, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. XXVI, p. 299.
5. Andral et Gavarret, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. VIII, p. 129.
6. Liebermeister, Fredericq, etc., bibliographie dans le cours du mémoire.
7. Regnault, *Théorie de la chal. anim.* Mémoire à l'Acad. des Sciences, 1872.
8. Boussingault, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. LXXI, p. 113 ; t. XI, p. 443.
9. Liebig, *Chimie organique appliquée à la physiologie.*
10. Barral, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. XXV, p. 129.

méthode consiste à prendre un animal soumis à une ration d'entretien telle que son poids reste sensiblement constant pendant toute la durée de l'observation et à noter exactement la quantité de calories représentée par ses ingesta d'une part, ses excreta de l'autre. La différence indiquera le nombre de calories utilisées par l'animal pour maintenir sa température constante.

Ce procédé soulève encore de nombreuses objections :

Le coefficient de chaleur spécifique des aliments et des produits excrémentitiels est loin d'être établi d'une façon rigoureuse. Les chiffres donnés par Frankland[1], Zuntz[2], Danilewsky[3] ne concordent pas entre eux.

Il est difficile de réaliser la ration d'entretien et de pouvoir assurer que l'état final de l'animal en expérience est identique à son état initial. Il se produit dans l'organisme une série de réactions chimiques : réductions, déshydratations, fermentations, toutes accompagnées d'un dégagement ou d'une absorption de chaleur et dont les produits peuvent, en se substituant à d'autres, se fixer définitivement.

Après ce rapide aperçu des études faites à l'aide des deux premières méthodes, il convient de rappeler les recherches entreprises en vue de calculer directement la quantité de chaleur émise.

La première expérience fut faite par Crawford[4] en 1779, c'est-à-dire un an avant le travail de Lavoisier. L'animal est placé dans un manchon d'eau qui s'échauffe par la radiation calorique. Les résultats, très différents de ceux qu'on a trouvés depuis, indiquent des imperfections considérables dans la méthode; mais, si défectueuses que fussent les données numériques, elles avaient conduit le chimiste anglais à cette idée, toute

1. Frankland, in *Revue Scientifique*, 1867, p. 81.
2. Zuntz, in Hoppe-Seyler, *Physiol. Chemie*, p. 949.
3. Danilewsky, *Jahresbericht für Thierchemie*, 1881, p. 7; « Kraftvorrath der Nahrungsstoffe » (*Arch. de* Pfluger, t. XXXVI, p. 230-252; analyse in *Revue des travaux slaves*, 1885, p. 7).
4. Crawford, « Experiments and observations on animal heat », etc.

ouvelle alors, que la chaleur animale est analogue à un phé-omène chimique. En 1780, Lavoisier et Laplace communi-uaient à l'Académie des Sciences leur expérience de calorimé-ie faite sur un cochon d'Inde. L'animal était placé dans une nceinte remplie de glace. Le poids de la glace fondue indi-uait la quantité de chaleur fournie par l'animal, étant connue ı chaleur de fusion de la glace. En 10 heures le cochon 'Inde détermina la fusion de 13 onces de glace (397gr,8), mais avoisier reconnut que ce chiffre était trop fort « parce que s extrémités du corps de l'animal se sont refroidies dans la iachine, et les humeurs que la chaleur a évaporées, ont ondu, en se refroidissant, une petite quantité de glace et se ont réunies à l'eau qui s'est écoulée dans la machine ». avoisier et Laplace évaluent à 2 onces la correction néces-iire, ce qui fait 322gr,7 la quantité de glace fondue par le obaye.

En 1823, Dulong et Despretz, tout en s'attachant principa-ment à mesurer la quantité d'acide carbonique exhalée, rennent quelques mesures de calorimétrie directe en plaçant animal en expérience dans une double enceinte métallique emplie de liquide. L'élévation de température du liquide de l'eau dans l'appareil de Dulong et du mercure dans celui e Despretz) devant indiquer la chaleur cédée par l'animal.

Depuis cette époque un certain nombre d'expériences ont é entreprises sur les animaux.

M. Senator[1] a cherché, comme les physiologistes précé-ents, à mesurer simultanément la chaleur dégagée et l'acide arbonique exhalé. Les chiens sont enfermés dans une caisse e 70 litres de capacité environ. Cette caisse est placée dans n bain-marie rempli de 140 litres d'eau à 25°; enfin ce bain-iarie est renfermé dans une troisième enceinte entourée ouate.

M. Rosenthal propose d'obtenir un calorimètre à tempé-

1. Senator, *Arch. für Anat. und Phys.*, 1872, p. 1.

rature constante à l'aide d'un appareil à double enceinte dans laquelle est un liquide entrant en ébullition à une assez basse température (éther sulfurique 35°, aldéhyde 21°).

M. D'ARSONVAL[1] a obtenu un calorimètre à température constante à l'aide d'un régulateur des plus ingénieux et dont les applications multiples me dispensent de donner le dispositif. Ce calorimètre permet de faire des observations d'une très longue durée et de déterminer, sans amener de perturbations dans l'appareil lui-même, des modifications diverses sur l'animal.

Les résultats communiqués par M. D'ARSONVAL sont malheureusement peu nombreux, et il faut espérer que de nouvelles expériences seront publiées prochainement.

Les expériences nombreuses de M. WOOD[2] sur les chiens et les lapins ont été faites avec un calorimètre à eau dans le genre de celui de DESPRETZ et de SENATOR.

Nous avons cité rapidement ces tentatives qui ont toutes été faites sur des animaux, mais nous devons nous étendre plus longuement sur les expériences de LIEBERMEISTER et ses élèves KERNIG et HATTWIG[3] entreprises sur l'homme sain et l'homme malade. Ces recherches ont été faites par la méthode des bains et s'appuient sur la possibilité de connaître la production de chaleur en augmentant ou diminuant la perte. De là deux procédés, celui des bains froids et celui des bains chauds, établis d'après les principes suivants :

I. — *Quand un corps demeure pendant un certain temps à la même température et qu'en même temps il se trouve dans les mêmes conditions de chaleur, il doit reproduire autant de chaleur*

1. D'ARSONVAL, *Travaux du laboratoire de M.* MAREY, t. IV, p. 387.

2. WOOD, *A Study in morbid and normal Physiology. — Smithsonian Contributions*, t. XXIII, 1880.

3. LIEBERMEISTER, *Deutsch. Arch.*, p. 217; Analyse in LORAIN, *Études de médecine clinique*, t. I, p. 434. — KERNIG, *Contribution à l'étude de la régulation de la chaleur*. Thèse inaug. Dorpat, 1864. — HATTWIG, *Causes de l'élévation de température dans les fièvres*, Thèse inaug. Berlin, 1869.

qu'il en perd. Si nous déterminons la chaleur perdue, nous connaîtrons la chaleur produite.

II. — *Lorsqu'un corps susceptible de produire de la chaleur est placé dans des conditions extérieures telles (bain maintenu à la température du corps) qu'il ne reçoit ni ne perd de la chaleur pendant un certain temps, la quantité de chaleur qu'il crée est égale au produit des trois facteurs : 1° l'élévation de la température du corps, 2° le poids du corps, 3° sa capacité calorifique.*

$$C = T' - T \times P \times Pp.$$

Kernig a fait toutes ses observations sur lui-même et trouve les chiffres suivants :

	Poids.	
	kilog.	calories.
De novembre à janvier.	57	1,320
De janvier à février	55,7	1,290

Le chiffre de Liebermeister est plus élevé, 1 800 calories.

Hattwig a employé la même méthode, ses observations portent sur des fébricitants; nous reviendrons sur ces chiffres en parlant des modifications dans la production de chaleur pendant la fièvre.

M. Winternitz[1] a fait de la méthode des bains une critique très fondée. Après avoir attaqué les principes mêmes sur lesquels s'appuie la méthode, il montre la difficulté de connaître exactement la température moyenne d'une masse d'eau de 300 litres.

D'autre part, Liebermeister et ses élèves admettent que chaque point du corps a acquis dans l'unité de temps la même température que l'endroit où le thermomètre est appliqué. Cette hypothèse est toute gratuite et ne saurait tenir contre ce

1. Winternitz, « Influence des fonctions de la peau sur la température du corps » *Wien. Med. Jahrbuch*, 1875, p. 1.

simple fait que deux thermomètres identiques ne donnent pas les mêmes chiffres pour les deux aisselles.

M. Leyden[1] a borné ses recherches à des observations de calorimétrie locale à l'aide d'un manchon de cuivre rempli d'eau et où l'on introduisait la jambe ou le bras de l'individu en expérience. L'élévation de température de l'eau indiquait la quantité de chaleur dégagée par la partie du corps incluse dans l'appareil. Les causes d'erreur sont encore considérables, et il existe des compensations locales qui peuvent se faire en des endroits très divers et qui interdisent complètement de déduire des chiffres obtenus la quantité totale des calories dégagées.

MM. Sapalsky et Klebs[2], en 1871, avaient calculé la chaleur dégagée par des cobayes en mesurant l'élévation de température de l'air renfermé dans un espace confiné. Mais l'étude de la calorimétrie par rayonnement ne date que de l'année 1884.

Dans toutes les mesures calorimétriques que nous venons de passer en revue, les auteurs ont cherché à calculer la quantité de chaleur émise en mesurant soit l'élévation de température de l'eau du calorimètre (Dulong, Despretz, Sénator, Wood), ou du bain (Liebermeister, Kernig, Hattwig), soit en prenant le poids de glace fondue (Lavoisier et Laplace). La chaleur spécifique de l'eau étant relativement considérable, une erreur, même faible, dans la lecture des températures entraîne une erreur assez forte dans l'évaluation des calories dégagées ou fournies par l'animal. L'air au contraire a une chaleur spécifique très faible, et il était très naturel d'utiliser cette propriété dans les mesures calorimétriques. La calorimétrie à air est cependant de date récente.

MM. Ch. Richet et d'Arsonval, étudiant tous deux à la même époque, et indépendamment l'un de l'autre, la chaleur

1. Leyden, « Untersuch. uber das Fieber » (*Deutsch. Arch.*, V, 1869, p. 273).
2. Sapalsky et Klebs, cités dans le *Jahresberichte de* Hofmann et Schwalbe, 1872, p. 185.

animale, imaginaient et présentaient dans la même séance de la Société de Biologie (30 novembre 1884) leur calorimètre à air. Le principe est identique, la méthode de mensuration seule diffère [1].

M. D'ARSONVAL mesurait la dilatation de l'air à l'aide d'un manomètre compensateur ; il a depuis modifié son appareil, et dans la séance du 5 avril 1886 il présentait à l'Académie des Sciences son enregistreur automatique qui permet de négliger les modifications de l'air extérieur [2].

L'appareil se compose de deux calorimètres semblables en communication avec deux cloches légères suspendues à chaque extrémité d'un fléau de balance et plongeant dans l'eau; le fléau porte une plume inscrivant sur un cylindre vertical.

Si un calorimètre reçoit de la chaleur, l'air en se dilatant soulève la cloche correspondante. Si la source de chaleur agit également sur les deux réservoirs, les cloches se font équilibre, et le fléau reste immobile. Les variations de température et de pression sont ainsi annulées.

J'ai utilisé cet appareil pour mesurer les modifications apportées dans la radiation calorique par la section de la moelle à différentes hauteurs chez les lapins et les cobayes; recherches qui feront l'objet d'un mémoire spécial que je compte publier prochainement. Mais ses dimensions ne permettent pas de l'appliquer à l'étude de la chaleur humaine, et toutes mes observations sur les enfants ont été faites avec le calorimètre à siphon de M. CH. RICHET.

1. M. MASJE, de Mohilew, a fait une série de recherches sur l'irradiation calorique de l'organisme chez l'homme à l'aide d'appareils analogues à ceux de SVANBERG et de BAUER. Chaque division de l'échelle galvanométrique correspondant à une irradiation de 0,00001 microcalorie par seconde pour une superficie de 1 centimètre carré. Nous donnons ces résultats dans les différentes parties de cette étude.

MASJE, « L'irradiation du calorique chez l'homme », *Arch. de* VIRCHOW, t. CVII. Nous devons l'analyse de ce travail (faite pour les *Arch. slaves de biologie*) à l'obligeance de notre ami M. DE KERVILLY.

2. D'ARSONVAL, *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 4 avril 1886.

III

Technique.

Toutes mes observations sur les enfants ayant été prises avec l'appareil de M. Ch. Richet, je renvoie aux passages de son mémoire où il décrit cet appareil et la technique des expériences [1].

M. Ch. Richet avait trouvé pour l'œuf les chiffres moyens suivants pour une calorie :

Avec coussin	57 cc.
Sans coussin	48 cc.

J'ai ajouté, dans certains cas, un caoutchouc pour préserver le coussin de l'urine. J'ai dû, dans chaque circonstance, recommencer à déterminer l'équivalence du centimètre cube, et c'est d'après ces chiffres, recherchés un grand nombre de fois, que j'ai calculé les quantités de calories.

J'ai employé plusieurs fois un moyen de contrôle particulier : on introduit dans le calorimètre deux lapins du même poids et on calcule la quantité de calories fournies par ces animaux, en prenant pour équivalent calorique du centimètre cube d'eau le chiffre donné par les expériences avec l'eau; si ce résultat concorde avec ceux fournis par les autres appareils, on a ainsi une nouvelle garantie.

1. Voyez plus haut, pp. 156 et suiv.

Détermination de la constante avec un poids d'eau donné

NUMÉROS DES OBSERVATIONS.	TEMPÉRATURE DE LA PIÈCE.	ENDROIT OÙ L'OBSERVATION a été prise et conditions diverses.	POIDS DE L'EAU et du VASE (en eau).	TEMPÉRATURE DE L'EAU.	CALORIES CÉDÉES.	CENTIMÈTRES CUBES ÉCOULÉS.	RAPPORT.
			kilog.	degrés.			
2	15	Laboratoire.	9,656	40,8 / 37,2	34 761	552	63
9	17	—	10,100	39,8 / 36,2	36 360	610	59
22	17	Cab. du chef de clin.	8,124	39,9 / 37,0	23 559	386	61
35	14	— (Avec caoutchouc.)	4,860	42,9 / 37,2	27 702	410	67
36	15	—	5,105	40,7 / 37,3	17 357	251	69
37	16	—	5,120	41,2 / 37,1	20 992	303	66
45	15	—	6,114	38,4 / 35,6	14 319	213	67
150	30	Cab. de M. Sevestre. (Modific. dans le coussin.)	2,764	46,0 / 39,5	17 940	210	89
150	16	—	3,100	45,5 / 38,7	20 925	280	74
102	25	—	3,050	41,0 / 36,8	12 810	188	68
163	21	—	3,110	40,0 / 35,5	13 990	202	69
	23	—	3,125	40,2 / 35,6	14 395	214	67
	16	—	3,100	40,4 / 36,0	13 662	204	67

Expériences de contrôle avec des lapins.

NUMÉROS DES OBSERVATIONS.	ENDROIT OÙ L'EXPÉRIENCE a été faite.	POIDS.		TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	CENTIMÈTRES CUBES D'EAU ÉCOULÉS.	CENTIMÈTRES CUBES PAR KILOGRAMME.	CALORIES CALCULÉES AVEC 67 pour constante.
			kilog.	degrés.			
66	Cab. du chef de clin.	2,750 / 2,500	5,250	16	295	56,0	3752
71	—	2,850 / 2,475	5,325	17	290	54,0	3618
146	Cab. de M. Sevestre.	1,900 / 2,150	4,050	15	218	54,5	3650
147	—	1,875 / 2,175	4,050	15	227	56,7	3800
148	—	1,850	»	15	119	64,4	4310

La disposition de l'inscription graphique est celle qu'a indiquée M. Ch. Richet. L'eau, en tombant dans un vase de dimension donnée, soulève un flotteur qui actionne un chariot inscripteur tendu par un poids.

Dans le but d'avoir des courbes comparables pour des animaux de poids différents, M. Ch. Richet a proposé de modifier la vitesse du cylindre enregistreur. J'ai préféré faire varier la capacité du vase recevant l'eau, de telle sorte que, pour des enfants de 6 kilog. et de 3 kilog., par exemple, le rayon du vase pour un enfant de 6 kilog. étant R., celui pour un enfant de 3 kilog. sera $= \frac{R\sqrt{2}}{2}$. Il suffit d'introduire dans le vase récepteur une série de cylindres verticaux de dimension déterminée pour obtenir la valeur de h, c'est-à-dire le déplacement du flotteur en fonction du poids. Cet appareil n'a été employé que dans quelques cas : s'il permet de représenter une série de graphiques faciles à lire, les courbes données ne comportent pas les corrections dues aux variations de l'air extérieur.

Le calorimètre à air par rayonnement n'est pas à l'abri des objections, et l'un des auteurs de cette méthode, M. d'Arsonval[1], en a fait une critique très serrée. Les objections et les critiques sont de plusieurs ordres :

1° *Les variations de la température extérieure.* — Il suffit en effet d'oscillations très faibles dans la température extérieure pour modifier la pression de la double enceinte. L'expérience a montré que pour l'œuf calorimétrique une élévation de température de 1/25e de degré déterminait la chute de 3 centimètres cubes d'eau. Mais cette cause d'erreur peut être en partie corrigée, soit, comme l'a fait M. d'Arsonval, avec un calorimètre compensateur, décrit dans le chapitre précédent, soit en tenant compte dans les calculs des modifications de température de la pièce, comme l'indique M. Ch. Richet dans le passage cité.

1. D'Arsonval. *Bull. Soc. de Biologie,* 17 décembre 1884.

Il est généralement possible de se placer dans des conditions de tranquillité thermique telles que ces corrections ont peu d'importance.

2° *Les modifications dans le pouvoir émissif de la surface du calorimètre.* — Ces modifications sont peu importantes; car on peut toujours entretenir la surface de l'appareil dans le même état, et par suite maintenir son pouvoir émissif constant. Mais, les variations viendraient-elles à se produire, il serait facile d'obtenir des mesures comparables en modifiant, s'il y avait lieu, le coefficient calorique du centimètre cube d'eau écoulé.

3° *La trop grande durée du temps nécessaire pour prendre une mesure calorimétrique.* — La mesure calorimétrique ne peut être faite, en effet, qu'au moment où l'équilibre est établi entre les quantités de la chaleur reçue par le calorimètre d'une part, et celles rayonnées par lui. Cet équilibre ne se produit avec l'œuf calorimétrique muni de son coussin qu'au bout d'une heure environ : il est donc impossible de saisir les modifications passagères qui peuvent se présenter dans la déperdition du calorique. C'est là certainement un grave défaut de l'appareil, qui limite son emploi, mais qui n'avait aucune importance, étant donné le caractère de nos recherches.

Le calorimètre à siphon est un appareil à maximum, non susceptible d'indiquer s'il se produit à un moment donné de l'expérience une diminution dans la déperdition de calorique.

Par la disposition du siphon, on comprend que le liquide, une fois tombé, ne peut plus, si le calorimètre se refroidit, rentrer dans le flacon, et le refroidissement ne sera indiqué que par l'arrêt de l'écoulement d'eau et une ligne horizontale sur le tracé. Cet inconvénient, qui rend impossible l'étude des variations produites dans un long espace de temps, était peu sensible dans mes observations (forcément limitées quant au temps par la nature même du sujet en expérience) le calorimètre me donnant, le maximum de calorique dégagé en une heure.

4° *La formation d'un milieu artificiel autour de l'enfant.* — Quoique, la calotte supérieure étant rabattue sur l'inférieure, la fermeture ne soit pas hermétique, l'enfant se trouve dans un milieu confiné qui subit des modifications au triple point de vue de la chaleur, de l'état hygrométrique, des variations dans la composition chimique de l'air. Il est impossible d'éviter complètement la formation de ce milieu ; mais en prenant des jeunes sujets de petites tailles, les modifications sont peu sensibles : c'est ainsi que la température de l'œuf s'élève à peine de 2 à 3° au-dessus de la température extérieure, pour un enfant de 7 kilogrammes.

L'état hygrométrique subit des variations plus importantes : l'hygromètre employé [1] indiquait un écart de 10 à 12°. Ce n'est pas là un chiffre considérable, la vapeur d'eau exhalée vient en effet, suivant le *principe de la paroi* froide, se condenser en partie à la surface interne de l'appareil, restituant ainsi au calorimètre la chaleur enlevée à l'enfant par évaporation. Quant aux modifications dans la composition de l'air, je n'ai fait à ce sujet aucun dosage, mais l'enfant n'était nullement gêné en sortant de l'appareil, et les expériences faites avec des bougies ou des veilleuses ont montré qu'il fallait un certain temps (40 minutes pour les grosses bougies) pour voir ces corps s'éteindre.

5° *La mensuration de la dilatation de l'air contenu dans la double enceinte permet-elle de déduire la quantité totale de calories dégagée pendant une heure par la source de chaleur placée dans le calorimètre ?*

Cette question, d'une très grande importance, puisque toutes ces recherches reposent sur elle, peut être résolue nettement par l'affirmative.

On peut en effet, quand on fait les essais avec une grande masse d'eau, à une température peu élevée, 37° à 40°, admettre que la quantité de chaleur émise aux divers moments des

1. Hygromètre Ducretet.

expériences est à peu près constante, le refroidissement étant très lent : il existe donc une analogie presque complète entre cette source de chaleur et le corps de l'enfant. Or, si, dans une observation d'une heure, un enfant détermine la chute de 500 centimètres cubes d'eau et que 10 kilog. d'eau se refroidissant de 3°,35, c'est-à-dire, cédant 33 500 calories dans le même espace de temps, fassent tomber la même quantité d'eau, les temps étant comptés à partir de la même origine, on est en droit de conclure logiquement que l'enfant, dans le même espace de temps, a dégagé la même quantité de chaleur, toutes les causes d'absorption et de pertes étant égales.

A ce raisonnement, par simple analogie, je crois devoir ajouter un raisonnement rigoureusement mathématique, indiquant qu'on peut légitimement introduire dans les calculs la *fonction temps*.

Considérons une source de chaleur qui se dépense uniformément avec le temps, placée à l'intérieur du calorimètre. — Cette quantité de chaleur met un certain temps pour établir le régime d'équilibre de température de l'air de la double enceinte. Cet équilibre n'est, en effet, atteint que lorsque la quantité de chaleur cédée par le corps chaud est égale à celle qui est perdue par rayonnement. Avant cet état d'équilibre, la température de l'air est variable ; elle est représentée par le volume d'eau qui tombe à chaque instant, quantité qui est indiquée par l'appareil enregistreur. — Soit :

t, le temps nécessaire à l'établissement de l'équilibre de température ;

v, le volume d'eau tombée, qui ne varie plus ;

Q, la quantité de chaleur dépensée depuis l'origine jusqu'à T. D'après l'hypothèse d'une dépense uniformément répartie avec le temps, l'unité de volume d'eau tombée représentera :

$$\frac{Q}{v\,t} \text{ calories dans l'unité de temps.}$$

Si l'expérience a lieu pendant un temps T, la quantité totale de chaleur cédée sera donc :

$$\frac{Q}{vt.}T$$

Mais il ne faut pas oublier que cette formule ne sera applicable qu'à la condition de prendre pour V *la valeur constante déterminée par la région d'équilibre.*

J'étudierai maintenant le cas où l'on n'attendrait pas que cet état d'équilibre soit établi, — en d'autres termes, dans le cas où l'on voudrait déterminer la quantité de chaleur dépensée à l'intérieur du calorimètre en se servant du volume d'eau variable qui caractérise l'établissement du régime d'équilibre thermique.

Si je désigne par y la dilatation variable de la double enceinte à chaque instant, je peux la considérer comme une fonction du temps $y = f(t)$ —.

La quantité de chaleur dépensée à l'unité de temps, quantité que j'ai admise avec motifs, constante, sera donc définie par toutes les valeurs de cette fonction, comprise entre les limites de temps d'expérimentation. Je devrai donc substituer à cette valeur variable $f(t)$ une quantité moyenne, qui représentera le volume d'eau correspondant à la perte de chaleur dans les mêmes limites de temps. — Il est évident que cette valeur moyenne a pour expression :

$$Y = \frac{\int_t^T f(t)\,dt}{T - t}$$

T et t étant les limites supérieure et inférieure de temps entre lesquelles on veut mesurer la perte de chaleur.

Ainsi le volume Y représentera entre les limites T et t de la période variable, la quantité de chaleur uniformément perdue. Si q représente cette dépense de chaleur dans l'unité de temps, la perte dans le temps $(T - t)$ sera $q\,(T - t)$, et,

dans ce cas, le centimètre cube d'eau représentera une quantité de chaleur de :

$$\frac{q\,(T-t)^2}{\int_t^T f(t)\,dt}$$

On voit donc nettement, d'après cette formule, que le temps intervient dans les mesures, et on peut alors dire en résumé que le centimètre cube d'eau écoulé ou que, ce qui revient au même, l'unité de dilatation de l'air de la double enceinte représente en général *une quantité de chaleur variable qui tend vers une certaine limite constante.*

Il est inutile d'ajouter qu'il est préférable de s'assurer que cette limite est atteinte pour déterminer les quantités de chaleurs perdues par l'animal ou l'enfant en expérience.

La concordance des chiffres obtenus par cette méthode avec ceux donnés à l'aide des divers procédés exposés précédemment vient encore confirmer ce raisonnement.

Ce sont là, je crois, toutes les critiques qui ont été formulées contre le calorimètre à siphon. Malgré le bien fondé d'un certain nombre, on voit qu'avec des précautions minutieuses, on peut éviter les causes d'erreur et se placer dans des conditions autrement favorables pour étudier la production normale de calorique, que celles où étaient Liebermeister et ses élèves avec leur méthode dite des bains.

Je crois utile d'indiquer les plus petits détails des observations; ils ont tous leur importance, et nombre d'expériences n'ont pu être utilisées, parce que toutes les précautions n'avaient pas été prises.

L'enfant choisi pour l'observation calorimétrique était introduit dans l'appareil, nu ou habillé. Dans le premier cas, l'enfant était amené de la salle entouré d'une couverture, déshabillé dans la pièce et restait ainsi quelque temps. (La température de la pièce dans ce cas était toujours élevée, 17° à 24°.) On prenait ses températures rectale et axillaire, quelquefois une ou deux températures locales avec le thermo-

mètre de contact soit de M. Peter, soit de M. Constantin Paul[1]. Quand l'observation portait sur un enfant habillé, on prenait la précaution de lui mettre les vêtements qui devaient le couvrir, bonnet, brassière et couverture de laine légère, (800 gr.) une demi-heure ou trois quarts d'heure au moins avant l'expérience. La température rectale, et quelquefois la température axillaire, étaient prises en observant les précautions nécessaires pour ne pas découvrir l'enfant. Soit qu'il fût sans vêtement ou habillé, l'enfant n'était généralement pesé qu'après l'observation.

Tout étant prêt pour l'observation, le calorimètre était mis en communication avec le réservoir d'eau, la température et l'heure notées exactement ; l'enfant était couché sur le coussin placé dans l'œuf et la calotte supérieure rabattue. Grâce au hublot disposé dans la paroi, le petit sujet ne se trouvait pas plongé dans l'obscurité, et par suite n'était pas trop effrayé. Les enfants se comportaient très diversement dans l'œuf. Les très petits, de 10 jours à 6 mois, complètement indifférents, devaient trouver peu de changement entre l'œuf et leur couveuse. Ceux plus âgés, de 6 mois à 18 mois, 2 ans, criaient et s'agitaient généralement pendant tout leur séjour dans l'œuf. Quant aux plus âgés, si la première observation faite sur eux les effrayait un peu, ils s'habituaient très rapidement, les bonbons et les jouets suffisaient pour les rendre calmes, et ils entraient gaiement dans l'appareil[2]. Quant à l'influence de leur séjour sur la santé, elle est absolu-

1. Je suis heureux de pouvoir remercier ici Mlle Turenne, sous-surveillante aux Enfants-Assistés, pour le concours dévoué qu'elle m'a apporté dans toutes ces observations aux précautions si minutieuses.

2. Pour s'assurer qu'il n'existe aucune fuite, il suffit de mettre le système (calorimètre et caoutchouc), après une observation, en communication avec un simple manomètre à eau. Il se produit pendant le refroidissement de l'œuf une dépression très sensible, dépression qui, s'il n'existe aucune fuite, persiste tant que la communication avec le calorimètre est maintenue.

Ce procédé permet encore de reconnaître si l'appareil est complètement refroidi et peut servir à une nouvelle expérience. Quand l'équilibre est établi, la différence entre les deux niveaux cesse de croître.

ment nulle, même chez les enfants malades. J'ai noté avec soin la marche de la maladie, chez les sujets observés : sur les 20 enfants atteints de broncho-pneumonie grave, et qui ont été soumis aux observations calorimétriques, 6 sont sortis guéris, ce qui donne une mortalité de 60 p. 100, chiffre inférieur à la statistique hospitalière, qui est de 80 p. 100, et se rapproche de la mortalité en ville, 50 p. 100. Je n'ai pas la prétention de croire que l'œuf calorimétrique ait une valeur thérapeutique dans le traitement de la broncho-pneumonie, mais cette statistique répond victorieusement aux craintes formulées sur les dangers que ces expériences pouvaient faire courir aux petits malades.

Ce travail, commencé en juin 1885, a été fréquemment interrompu par suite de circonstances diverses. J'ai pu cependant faire 210 observations, chiffre assez considérable, si l'on remarque qu'il faut mettre un intervalle de 2 heures au moins entre deux observations pour laisser refroidir l'appareil. Cette nécessité limite forcément le nombre des observations quotidiennes.

III

Influence des causes extérieures.

Parmi les causes extérieures à l'individu qui peuvent modifier en lui les fonctions de la thermogénèse, une des plus importantes est sans contredit la température extérieure. Vivant dans une atmosphère d'une température ordinairement inférieure à la sienne propre, l'animal émet constamment une certaine quantité de chaleur ; mais cette quantité de chaleur émise est-elle exactement proportionnelle à la différence constatée entre la température de l'animal et celle du milieu ambiant? Suit-elle, en un mot, la loi de Newton?

Le raisonnement et l'observation indiquent que, pour les

animaux supérieurs, animaux à température constante, la loi du refroidissement n'est pas applicable. Ces animaux, grâce à un système spécial de régulation, ne présentent, pour des écarts considérables de la température extérieure, que de très faibles différences de température.

Ce rôle de la régulation de la chaleur est dévolu à l'appareil vaso-moteur, cet appareil agissant non seulement sur la déperdition du calorique, mais encore, suivant l'opinion de M. Vulpian, sur la production du calorique.

On démontre en physique que la radiation thermique varie suivant la température de la surface rayonnante. Or, chez l'homme, la surface rayonnante n'est autre que la surface cutanée ; les oxydations qui s'y produisent sont peu intenses et la peau n'a véritablement pas de chaleur propre ; la température du tégument tient donc à la circulation plus ou moins active de son riche réseau vasculaire. Par suite, si l'action vaso-constrictive de l'appareil régulateur amène un resserrement des vaisseaux cutanés, elle déterminera en même temps un abaissement dans la température de la peau et une diminution dans la radiation thermique, l'inverse se produisant dans la dilatation des vaisseaux périphériques. L'influence exercée par la circulation sur les sécrétions de la peau, source puissante de refroidissement, vient augmenter les résultats obtenus par l'irrigation des tissus. La régulation de la chaleur est encore obtenue par la voie pulmonaire ; l'échauffement de l'air expiré et la vaporisation de la vapeur d'eau exhalée absorbant, chez un homme de constitution moyenne, et dans les conditions normales, 15 650 calories par heure. Il suffit d'augmenter le nombre des respirations et par suite la quantité d'air qui va s'échauffer dans les poumons pour faire accroître ce chiffre.

En ce qui concerne le poumon, M. Vulpian[1] émet, au sujet du rôle des vaso-moteurs de cet organe, une théorie toute

1. Vulpian, *Leçons sur l'appareil vaso-moteur*, t. II, p. 179.

personnelle ; bien qu'elle ne soit pas admise par la plupart des physiologistes, je crois devoir la citer textuellement :

« Les vaisseaux des poumons peuvent sans doute se resserrer ou se dilater sous l'influence des fibres vaso-motrices qui les innervent. La quantité d'oxygène absorbée doit varier suivant que le calibre de ces vaisseaux est plus ou moins large, puisque la quantité de sang qui traverse les poumons est alors plus ou moins considérable. L'intensité des actes physico-chimiques est vraisemblablement proportionnelle à l'abondance de l'irrigation qu'y opère le sang oxygéné. »

On voit que l'appareil vaso-moteur, par son action sur les vaisseaux du poumon, pourra influencer aussi les phénomènes de la thermogénèse animale. Le rôle de l'appareil vaso-moteur est donc celui d'un régulateur thermique.

On peut considérer les variations de la radiation thermique dues aux modifications de la température extérieure comme une série de résultantes provenant de l'action de deux forces agissant en sens inverse. En effet, si la loi de Newton exerçait seule son action sur le rayonnement d'un être vivant, la température du milieu extérieur étant mobile, celle de l'animal relativement fixe, la quantité de calories rayonnée aux différentes températures devrait, suivant la formule :

$$\text{Log } T = \log t + m \log (1 - n)$$

pouvoir être indiquée suivant une courbe hyperbolique.

D'autre part, l'appareil vaso-moteur agit d'autant plus énergiquement que la température est moins élevée, pour anémier la surface cutanée, diminuer sa radiation et les sécrétions dont elle est le siège.

L'influence de la température extérieure sur la formation de l'acide carbonique a été étudiée par plusieurs auteurs. Il résulte de leurs travaux que la quantité d'acide carbonique exhalée croît généralement à mesure que la température s'abaisse.

Pour Smith, la production de l'acide carbonique présente

en hiver une augmentation de 20 p. 100 sur celle de l'été.

Lavoisier et Séguin ont trouvé chez l'homme :

A 32°,5 une absorption d'oxygène de 34gr,49 en 1 heure;
15°,0 — 38gr,31 —

Delaroche, en 1813, aboutit au même résultat. Voit et Pettenkofer[1] donnent les chiffres suivants, d'après les observations prises à l'aide de leur grand appareil sur un homme de 71 kilogrammes à jeun.

TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	ACIDE CARBONIQUE en 6 heures.	AZOTE de L'URINE.
degrés.	grammes.	grammes.
4,4	210	4,23
9	192	4,20
14	155	3,81
16	158	4
23	164	3,40

La courbe indiquant la quantité d'acide carbonique exhalée passerait donc chez l'homme par un minimum vers 14°.

Page[2], étudiant le même phénomène chez le chien, trouve également un minimum, qui chez cet animal serait à 25°.

Si l'on représente par 100 la quantité d'acide carbonique exhalée à 25°, on trouve :

A 15° . . . . . 118 à 141 d'acide carbonique.
20° . . . . . 107 à 109 —
25° . . . . . 100 —
30° . . . . . 111 à 112 —
35° . . . . . 149 à 155 —

Senator[3], avec son calorimètre destiné à mesurer simultanément l'acide carbonique exhalé et la chaleur émise, admet que ces deux facteurs diminuent avec la température.

1. Pettenköffer et Voit, *Zeitschrift für Biologie*, t. XIV, p. 57.
2. Page, *Journ. of Phys.*, vol. II, p. 228-234.
3. Senator, *Arch. für Anat. und Physiol.*, 1872, p. 50.

Frédéricq[1] conclut qu'entre 14° et 20° la température extérieure n'influe pas sur la consommation d'oxygène et par suite sur la thermogénèse. Il n'en est pas de même s'il y a impression brusque du froid sur la peau : nous avons cité ces résultats à propos du refroidissement des jeunes enfants.

M. Barral[2], par la méthode de M. Boussingault, a trouvé par le froid une augmentation notable dans la dépense de l'oxygène. Chez un homme de 47 kilogrammes la quantité d'oxygène prise à l'atmosphère dans l'espace de une heure a été de :

44gr,229 à.	0°,54
31gr,782 à.	20°,8

Enfin nous rappelons les chiffres de Ludwig, obtenus non par une calorimétrie directe, mais à l'aide de calculs :

Homme.	En hiver.	3,225
	En été.	2,745

Masje[3], d'après ses recherches avec la pile de Melloni, conclut également que la radiation du corps nu s'accroît d'autant plus vite que la température ambiante est plus basse ; il ajoute toutefois que, si le refroidissement est assez intense pour provoquer la contraction de la peau, cette radiation tombe au-dessous de la normale.

J'ai tenu à citer ces résultats obtenus par des observateurs habiles, parce que les expériences faites sur les animaux par M. Ch. Richet, et les miennes, faites sur l'homme, semblent conduire à des résultats fort différents.

Tandis que les chiffres de MM. Voit et Pettenköfer pour l'homme, de M. Page pour le chien, indiquent que la courbe de la quantité d'acide carbonique à des températures différentes passe par un minimum, variable suivant l'espèce. M. Ch. Richet,

1. Frédéricq. « Sur la régulation de la température chez les animaux à sang chaud. » (*Archives de Biologie*, 1882, p. 697.)

2. Barral, *Ann. de Chim. et de Phys.*, 3e série, t. XXV.

3. Masje. « L'irradiation du calorique chez l'homme (*Arch. de* Virchow, t. CVIII).

en groupant 110 observations faites sur des lapins, trouve que la radiation maxima du calorique chez le lapin se produit vers 13 ou 14° et qu'en deçà et en delà de cette température l'intensité de la radiation diminue avec une grande rapidité. Le même fait se produit chez le cobaye, la radiation maxima se trouvant à une température plus basse, 11°.

M. Ch. Richet[1] a entrepris les mêmes recherches sur les enfants à l'aide de l'œuf calorimétrique décrit au commencement de cette étude.

Les expériences faites en été, la température extérieure oscillant entre 18° et 25°, ont montré que la radiation calorique diminuait rapidement avec l'élévation de la température atmosphérique de 18° à 25°.

C'est à la suite de ces recherches, auxquelles M. Ch. Richet m'avait associé, que j'ai, suivant son conseil et guidé par lui, entrepris cette étude sur la chaleur humaine.

Il était intéressant de chercher quelles modifications les températures moins élevées amenaient dans la radiation, et s'il existait comme chez le lapin et le cobaye une température correspondant à un rayonnement maximum chez l'homme.

Je n'ai pu, et on en comprendra les raisons, étudier complètement cette question chez l'enfant. Il m'était impossible, avec de jeunes sujets présentant une résistance si faible au refroidissement, de les exposer nus à des températures relativement basses. Les observations ont donc été faites sur des enfants complètement vêtus, ce vêtement étant toujours de la même nature ; couverture de laine rouge assez légère enveloppant complètement l'enfant, ce dernier gardant en outre une brassière de coton et un bonnet de tête.

L'enfant ainsi habillé était amené dans la pièce où se trouvait l'appareil et y demeurait un certain laps de temps avant d'être mis dans l'œuf. Cette précaution est indispensable, la température des salles d'hôpital reste constante en *hiver* au

1. Ch. Richet, « Influence de la température extérieure sur la production de chaleur. » (*Acad. des Sc.*, 29 juin 1885).

moins, et il faut un certain temps pour que l'influence de la température extérieure amène une réaction du système nerveux, réaction déterminant les modifications dans la thermogénèse que je voulais étudier. Un séjour de 30 à 40 minutes suffit généralement, car l'enfant se trouve encore à la même température après une expérience d'une heure et quelquefois davantage.

Dans les dernières minutes de l'expérience, c'est-à-dire au moment où se produit l'équilibre entre la chaleur reçue par le calorimètre et celle qu'il émet au dehors par rayonnement, moment où se mesure par conséquent la quantité de calorique produite par l'enfant ; l'enfant se trouvait de 1 h. 30 à 1 h. 45 sous l'influence de la température étudiée.

Les expériences entreprises pour déterminer en calories la valeur des centimètres cubes d'eau écoulés montrent que cette valeur n'est pas modifiée par la température extérieure [1].

Température extérieure.	Valeur en calories du centimètre cube d'eau tombé.	
degrés.		
14	67	67,35
15	69	
14	66	
15	67	
16	67	67,75
21	69	
25	68	
23	67	

Ce qui était à prévoir, l'air de la double enceinte formant un matelas mauvais conducteur qui absorbe une grande partie de la chaleur émise, et d'autre part l'appareil rayonnant constamment, l'écart de la température de sa surface et celle de l'atmosphère est toujours très petit.

Pour déterminer l'influence de la température extérieure, je n'ai fait entrer dans les éléments du tracé que des obser-

1. Pour les détails de cette détermination, se reporter au tableau de la page 289.

vations contrôlées sévèrement, faites avec des enfants à température normale et d'un poids de 7 kilogrammes environ.

TABLEAU A

NUMÉROS des OBSERVATIONS.	TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE.	TEMPÉRATURE RECTALE.	CALORIES par kilog. et par heure.	POIDS.	HEURES.
	degrés.	degrés.		kilog.	h. m.
1	20,5	37,5	4 300	6,600	9,15
4	20	37,5	3 761	9,000	4,00
3	19	37,6	4 161	9,000	10,00
15	18	37,6	4 047	7,500	
90	18	37,2	4 221	5,000	9,00
72	16	37,5	4 100	8,000	11,00
17	16	36,9	3 920	7,400	
43	16	37,2	4 080	7,100	10,00
45	16	37,3	4 050	7,175	11,00
44	15	36,8	3 950	7,150	8,00
47	15	37,6	4 250	7,100	3,00
80	15	37,6	3 800	8,000	11,00
50	15	37,4	3 990	5,000	5,00
51	15	37,5	3 920	5,000	5,00
114	15	36,8	3 700	7,000	
117	15	37,5	4 423	7,000	
113	14	37,5	4 200	7,000	10,00

La courbe construite d'après cette série d'observations (17) passe manifestement par un maximum à 18° et s'infléchit lentement de 18 à 14°.

Comment expliquer ces résultats, en contradiction (apparente tout au moins) avec ceux qu'ont obtenus les physiologistes cités précédemment?

Nous avons parlé au début de ce chapitre de l'action des vaso-moteurs. On peut admettre en effet que l'impression du froid détermine une action réflexe vaso-constrictive et par suite une augmentation du tonus vasculaire, resserrant les vaisseaux superficiels de la peau et des tissus sous-jacents et abaissant ainsi la température de la surface rayonnante. Telle est en résumé l'action des vaso-moteurs qui peut expliquer à la

rigueur les résultats obtenus par M. Ch. Richet et par moi. Mais il reste à trouver une explication satisfaisante pour concilier ces deux faits : diminution dans la radiation, — augmentation

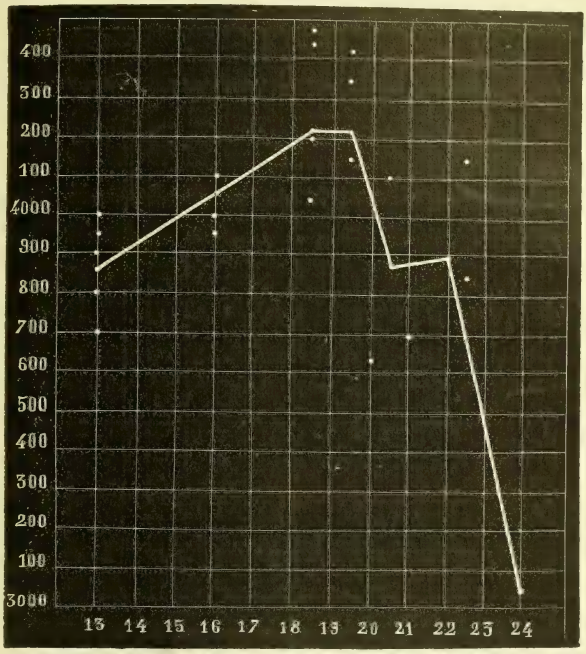

Fig. 70. — Influence de la température extérieure.

Sur l'ordonnée inférieure sont inscrits les degrés thermométriques. — Sur l'ordonnée latérale la quantité de calories dégagées. — Les chiffres au delà de 20° sont empruntés à la note de M. Ch. Richet.

dans la production d'acide carbonique — la température du sujet restant constante.

Oscillations horaires de la thermogénèse. — De nombreuses recherches ont été faites sur les oscillations de la température dans une période de vingt-quatre heures.

Mantegazza[1], par l'observation de la température de l'urine,

1. Mantegazza, « De la température des urines aux différentes heures. » (*Presse méd. belge*, 1863).

trouve que la chaleur centrale augmente à partir de 5 heures du matin, atteint un premier maximum entre 10 et 11 heures, retombe lentement et atteint un second maximum vers 5 heures; ces deux maxima étant à peu près identiques. Jurgensen[1] établit que la courbe thermique peut se diviser en deux périodes pour chaque nictimère, une période ascendante diurne, une période descendante nocturne. De Rienzi[2] établit que les variations ne sont produites ni par l'ingestion ni par la digestion des aliments. Ces recherches ont été reprises par MM. Ch. Richet[3], Gley et Rondeau, et viennent confirmer les résultats obtenus par les auteurs précédemment cités.

La température de l'urine, prise de 7 heures du matin à 9 heures du soir, indique un maximum vers 3 heures, sans que l'influence des repas soit très appréciable. A 7 heures la température de l'urine est de 36°,4 et elle atteint 37°,35 à 4 heures, pour descendre ensuite graduellement. Le repas du soir pris à 7 heures ne paraît pas ralentir cette descente. Les auteurs qui ont étudié les modifications horaires des phénomènes de la respiration, Vierordt,[2] Bidder, Pettenkoffer, Voit, Senator, Leyden, Frankel, etc., admettent tous la suractivité de ces phénomènes pendant la digestion.

C'est ainsi que Fredericq, étudiant la consommation d'oxygène aux différentes heures, au printemps et par une tempé-

1. Jurgensen, *Deutsch. Arch. f. klin. Med.*, 1863. — *Die Korperwärme des gesunden Menschen.* Leipzig, Vogel, 1873.

2. De Rienzi, « Sur la température animale dans les différentes parties du corps » (*Il Filiatre selezio*, mars 1865).

3. Ch. Richet, « Leçons sur la chaleur animale » (*Revue scientif.*, 1885, 2e sem., p. 428).

4. Vierordt, *Physiologie des Athmens mit besonderer Rucksicht auf die Auscheidung der Kohlensaure.* Karlsruhe, 1845. — Berg, *Deut. Arch. für k. Med.*, VI, p. 291. — Bidder et Schmidt, *Die Verdaungssafte und der Stoffwechsel.* — Pettenkoffer et Voit, *Ann. der Chem. und Pharm.* Leipzig, 1852. — Senator, *Arch. für Anat. und Physiol.*, 1871. — Leyden, *Arch. für path. Anat.*, 1879. — Fredericq, *loc. cit.*, p. 737.

rature de 15°, trouve pour un homme de 83 kilogrammes :

	HEURES.	LITRES D'OXYGÈNE absorbé en 15 minutes.	AUGMENTATION.
	h. m.	l. c.	
A jeûn.	8	4,50	
Après le déjeuner. . . .	10	6	33 p. 100.
Avant le dîner.	11,30	5	
1 h. 30 après le dîner. .	2,30	6,50	45 —

Chez l'homme à jeun ces deux maxima n'existent pas, et la courbe de l'oxygène absorbé suit une ligne descendante régulière.

Si la digestion détermine une augmentation considérable dans la production de calorique, 35 et 45 p. 100, sans amener cependant une élévation thermique sensible, c'est que le système régulateur de la chaleur fonctionne toujours. On doit donc constater une déperdition correspondant à la production exagérée.

En éliminant les observations faites sur les enfants, soit malades, soit d'un poids inférieur à 7 kilogrammes, j'ai groupé les 14 observations faites à des heures différentes sur cinq enfants soumis au même régime et prenant trois repas : le premier à 7 heures, le second à 10 h. 30 et le troisième à 5 heures.

Le tableau B indique nettement deux maxima correspondant à ceux indiqués par Fredericq dans l'absorption de l'oxygène et explique la discordance qui existe entre le tracé de l'exhalation de l'acide carbonique et celui de la température.

Quant au maximum constaté à 3 heures dans les trois courbes de la production de chaleur, de sa déperdition et de l'élévation thermique, il tient à des causes multiples agissant en même temps : élévation de la température extérieure, digestion du principal repas, suractivité psychique et physique. Il existe en quelque sorte *une fièvre normale, physiologique*, qui atteint son maximum vers 3 heures. A cette

période de la suractivité de la thermogénèse succède une phase de dépression telle que la courbe thermique continue à baisser jusqu'au moment du sommeil, que ce dernier se produise ou non.

TABLEAU B

NUMÉROS des OBSERVATIONS.	HEURES	CALORIES par KILOGRAMME.	POIDS.	OBSERVATIONS[1].	TEMPÉRATURE rectale.
	h. m.		kilog.		degrés.
113	8	4200	7	B	37,5
94	8	3950	7,150	E	36,8
3	10	4161	9	A	37,6
93	10,30	4080	7,150	E	37,2
52	10,30	4154	7	C	37,5
112	11	4250	7	B	37,4
95	11,30	4050	7,175	E	37,3
132	2	3960	6,8	D	38
33	2	4120	7,100	E	37,5
34	3	4150	7	E	37,4
97	3	4250	7,150	E	37,6
4	4	3761	9	A	37,5
51	5	3920	7	C	37,5
50	5	3990	7	C	37,7

1. Les lettres de la 5e colonne indiquent les observations prises sur le même enfant.

Ce maximum de trois heures est sans doute plus faible chez l'enfant, surtout l'enfant dans une salle de l'hôpital, que chez l'homme, soumis à toutes les nécessités et les préoccupations de la vie quotidienne.

Enfin l'activité intellectuelle, dont l'influence a été étudiée par M. Gley[1], est à peu près nulle à cet âge.

J'ai cherché, en profitant des conditions spéciales où se trouvent les jeunes enfants, ce que deviennent les oscillations

1. Gley, « De l'influence du travail intellectuel sur la température générale » (*Soc. de Biologie*, 26 avril 1884). — M. Gley, en variant ses expériences, a trouvé que l'élévation thermique due au travail intellectuel est environ de un dixième de degré dans une heure.

de la radiation thermique, quand on supprimait l'influence de l'alimentation et du milieu extérieur. Ces enfants, prenant le sein toutes les deux heures environ et absorbant une faible

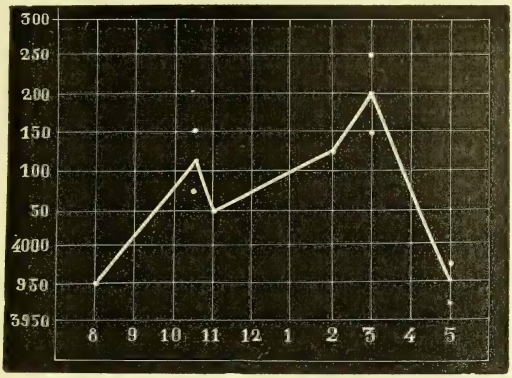

Fig. 71. — Oscillations horaires de la thermogénèse.

Sur l'ordonnée inférieure sont marquées les heures de 8 heures du matin à 5 heures du soir. Sur l'ordonnée latérale sont indiquées les quantités de calories produites correspondantes. Chaque point correspond à une observation inscrite dans le tableau C et prise avec les enfants E et C.

quantité de lait à chaque tétée, se trouvaient dans un état de digestion continuelle. D'autre part, ils restaient toute la journée dans une couveuse maintenue à 26°, ne la quittant que pour prendre le sein et être changés.

Douze observations ont été prises sur le même enfant, salle Valleix, n° 638, né le 4 février, et par conséquent âgé de dix jours lors des premières observations. Cet enfant chétif, pesant 1 700 grammes, ne présentait aucune lésion pulmonaire ou abdominale, sa température rectale s'est toujours maintenue à un chiffre assez bas, 36°,6 et 35°,4 : la température du cabinet variant entre 22° et 25°. Malgré cette atmosphère élevée, il se produisait chaque fois un abaissement notable de la température rectale pouvant atteindre 7 à 9 dixièmes à la fin de l'expérience.

J'ai dû tenir compte de ce refroidissement.

On voit d'après ce tableau qu'il est loin d'être négligeable.

TABLEAU C

HEURES.	TEMPÉRATURE RECTALE		CALORIES PERDUES par refroidissement.	CALORIES après CORRECTION.
	INITIALE.	FINALE.		
h. m.	degrés.	degrés.		
9	36	35,4	450	7 000
8,30	36,2	35,9	250	6 250
9	35,3	34,7	400	6 900
11	36,4	35,6	640	9 860
11	36,3	35,7	750	9 100
3	36,4	35	1 162	9 400
4	36,8	35,4	1 160	6 700
4,3	36,4	36	320	7 500
5	36,2	35,6	480	7 000

Le poids n'est pas indiqué pour chaque observation, ce poids ayant oscillé entre 1 675 gr. et 1 708 gr.

Une autre série d'observations faites sur un enfant pesant 1 950 grammes à 2 000 grammes, et du même âge, se trouvant dans les mêmes conditions de nourriture et de séjour, mais étant introduit dans l'appareil complètement emmailloté, indique également un maximum vers 11 heures du matin.

NUMÉROS des OBSERVATIONS.	HEURES.	TEMPÉRATURE RECTALE.	CALORIES après CORRECTION.
164	8	36°	6 365
167	11	36,6	6 800
165	12	35	6 800
168	3	35,8	7 000 [1]
156	4	35,8	6 000

1. La température extérieure n'a pas été prise au début de cette observation.

Nous retrouvons encore ce maximum vers 11 heures chez

un enfant de 4 kilogrammes, n° 439, élevé au sein également, mais qui n'est pas dans une couveuse :

A 11 heures.	37°,8.	5 300 calories.
A 4 heures.	38°,4.	4 300 —

L'augmentation observée dans la radiation thermique à 11 heures est considérable chez le n° 638 : elle dépasse de 28 p. 100 la radiation de 9 heures du matin et de 5 heures du soir ; mais il faut remarquer que cet enfant donne des chiffres toujours très élevés et qu'il paraît très sensible au froid. D'autre part, il existe une cause spéciale qui paraît agir sur cette augmentation de radiation. M. Sevestre, le chef du service, fait sa visite vers 10 heures. Dès 9 heures et demie les nourrices préparent les enfants qui lui sont présentés chaque jour. Ces enfants restent ainsi en dehors de leur couveuse une heure environ, et, pendant ce temps, ils s'agitent, crient, et, le meilleur procédé pour les calmer étant de leur donner le sein, il est probable qu'à ce moment la quantité de lait absorbée est plus grande : c'est du moins ce que nous avons constaté dans quelques pesées faites à cette heure. Toutes ces causes, action de l'air extérieur, agitation prolongée, nourriture plus abondante, contribuent à accélérer la thermogénèse.

Pour étudier cette influence spéciale, j'ai fait laisser l'enfant dans la couveuse pendant toute une matinée. A 11 heures l'observation calorimétrique CLXXIII donnait 6 000 cal., chiffre un peu inférieur à ceux cités plus haut.

Dans un autre cas, l'enfant a été maintenu en dehors de la couveuse pendant une heure, de 7 à 8 heures, le sein lui a été donné deux fois, et il a absorbé en tout 45 grammes de lait d'après les pesées. L'observation prise à 9 heures indiquant un dégagement de 7 660, chiffre légèrement supérieur à ceux obtenus précédemment à cette heure, les résultats donnés par ces deux dernières observations ne peuvent infirmer ce fait qu'il existe pour les enfants observés un maxi-

mum de radiation thermique se maintenant de 11 heures à 3 heures.

Les variations dans la pression barométrique, variations peu importantes du reste, ne nous ont pas paru exercer une influence quelconque sur la radiation calorique; aussi avons-nous cru inutile de donner les indications barométriques.

IV

Influence de la taille.

Les animaux à sang chaud, présentant généralement une température supérieure au milieu ambiant, sont soumis, au moins en partie, aux lois physiques qui règlent le refroidissement ou la radiation. Par suite, la perte de chaleur par radiation doit être d'autant plus grande que la taille est moindre. La surface rayonnante pour les sujets de formes analogues varie comme les carrés, tandis que les volumes varient comme les cubes. Cette augmentation dans la perte du calorique doit coïncider, la température restant constante, avec une augmentation dans la production des combustions. Ce fait avait été établi déjà par Regnault et Reiset pour les animaux d'espèces et de poids très différents.

Calculant la quantité d'acide carbonique exhalée par kilogramme et par heure, ils trouvent les chiffres suivants :

	grammes.
Homme	0,60
Lapin	1,11
Chien	1,19
Canard	2,12
Moineaux	10,58[1]

1. Sanson trouve, pour le cheval d'un poids de 505 kilogr., 0,16 d'acide carbonique par kilogramme et par heure, chiffre évidemment trop faible.

Ces chiffres indiquent cependant que cette règle ne s'applique rigoureusement qu'aux animaux de mêmes espèces.

Un kilogramme de chien produit autant d'acide carbonique qu'un kilogramme de lapin, quoique le poids absolu du premier soit le quintuple de celui du second.

M. Senator, qui a établi l'influence de la taille sur la production de la chaleur chez les chiens, confirme ce fait : que la production de chaleur du chien est plus élevée relativement que celle du lapin.

Les analyses des gaz expirés par l'homme faites par MM. Andral et Gavarret montrent également l'augmentation relative de la production de l'acide carbonique chez l'enfant.

AGE.	POIDS.	ACIDE CARBONIQUE exhalé en 1 heure.	OXYGÈNE ABSORBÉ en 1 heure.
	kilog.		
8 ans.	22,26	18,3	15,6
15 —	46,41	31,9	27,6
18 —	61,00	41,8	35,5
40 à 60	68,00	37,0	31,5

Consommation moyenne de carbone par heure :

		grammes.
De 10 à 15 ans.	Chez le jeune garçon pubère.	7,0
	Chez la jeune fille non réglée.	6,4
De 16 à 30 ans.	Chez l'homme adulte.	11,2
	Chez la femme réglée.	6,4

Ludwig, d'après les mesures des produits de la respiration, admet les chiffres suivants :

	Calories p. kil. et p. heure
Pour un homme de 47 kilogr., en hiver . . .	3 225
— — en été. . . .	2 746
— 58 kilogr.	2 204
Pour une femme de 61 —	1 996
Pour un enfant de 15 — (6 ans). . . .	7 058

Cette augmentation se constate encore dans le dosage de

l'urée, cette scorie, suivant l'expression de Hirtz, du foyer de combustion animale.

Fouilhoux, cité par M. Regnard, donne les chiffres suivants :

	grammes.
Enfant de 3 à 6 ans	1,5
— 8 à 11 ans	0,8
— 13 à 16 ans	0,7
Adulte	0,3

Dans les premiers jours de la naissance, la production de l'urée est loin d'être aussi considérable, ainsi que l'ont montré les recherches de Parrot, Pollak et Cruse. M. Parrot indique le chiffre de $0^{gr},23$ par kilogramme d'enfant pendant les 15 premiers jours.

M. Quinquaud a trouvé une augmentation assez considérable dans la production de l'urée du premier au quinzième jour :

	Urée par kilogramme.
1er jour	$0^{gr},03$
2e —	$0^{gr},12$
8e —	$0^{gr},20$
15e —	$0^{gr},30$

Cette faible quantité d'urée chez le nouveau-né (2 fois moindre que chez l'adulte) s'explique par la puissance d'assimilation et d'oxydation qui existe chez lui à cette époque et qui fait que tous les produits non assimilés sont complètement comburés.

Le tableau suivant, résumant une expérience, a été obtenu en groupant les observations faites sur des enfants à température normale (ou présentant des écarts physiologiques), suivant le poids de ces enfants.

TABLEAU D

NUMÉROS DES OBSERVATIONS.	POIDS.	TEMPÉRATURE RECTALE.	CALORIES PAR KILOGRAMME.
	kilog.	degrés.	
3	10	37,6	4 161
65	10,0	37,6	3 800
7	9,0	37,5	4 250
4	9,0	37,5	3 761
72	8,0	37,5	4 100
5	8,50	36,3	4 047
113	7,00	37,5	4 200
18	7,10	37,2	4 080
95	7,175	37,3	4 050
97	7,175	37,6	4 250
33	7,100	37,5	4 120
91	6,0	37,8	4 220
25	4,500	37,2	4 221
158	4,320	37,8	5 300
159	4,150	37,8	4 300
157	3,8	38	4 350
121	3,9	37,6	4 300
156	3,8	37,8	4 200
176	2,8	37	4 280
126	2,5	36	5 360
142	2,150	36,8	4 600
143	2,150	36,8	4 900
144	2,230	37	4 500
140	1,995	36,6	6 800
146	1,990	36,2	6 000
148	1,990	35,8	6 100
145	1,950	35,9	6 800
153	1,700	36,8	6 700
155	1,700	36,2	7 000
139	1,670	36,4	7 500
140	1,680	36	7 000
141	1,675	36,4	6 300

Ce qui donne les chiffres moyens suivants :

				calories.
4	enfants	de 9 à 10	kilogr.	3 930
6	—	7 à 8	—	4 120
1	—	5 à 6	—	4 200
6	—	3 à 4	—	4 350
5	—	1 à 2	—	4 800
6	—	2 à 3	—	6 400

La démonstration de ce fait : que la production de chaleur varie en raison inverse de la taille de l'animal, est établie par ces chiffres, mais il est intéressant de chercher le rapport qui existe entre la production ou la déperdition, ces termes étant

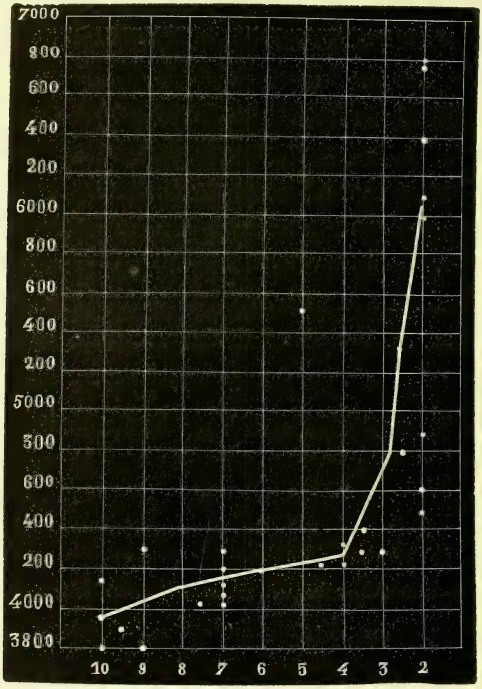

Fig. 72. — Influence de la taille.

Sur l'ordonnée inférieure sont inscrits en kilogrammes les poids des enfants. Sur l'ordonnée latérale, les quantités de calories produites par kilogramme. Les enfants de 2 kilogrammes donnent parfois des chiffres considérables : 6 700, 7 100.

indifférents si la température reste constante, et la grandeur de la surface rayonnante.

Il est difficile, sinon impossible, d'évaluer exactement la surface cutanée de l'homme, mais on peut arriver à des chiffres approximatifs.

La densité du corps humain est évaluée à 1,009 (femme), 1,010 (homme) par Robin, à 1,066 (homme) par Valentin. Ces chiffres varient certainement avec les modifications indivi-

duelles, aussi peut-on considérer la densité du corps humain comme étant égale à celle de l'eau et évaluer le volume d'après la lecture directe du poids de l'individu.

TABLEAU E

POIDS.	SURFACE.	CALORIES DÉGAGÉES	
		PAR KILOGRAMME.	PAR UNITÉ DE SURFACE.
kilog.			
65	7,849	1 700	14
10	9,142	3 930	17
9	2,106	3 900	16
7	1,778	4 120	16
6	1,638	4 200	15
4	1,135	4 300	15
2	0,780	6 000	15

Le premier chiffre est calculé d'après le nombre donné par les auteurs précédents.

C'est avec intention que j'emploie dans la dernière colonne le terme : *unité de surface*, terme très vague, mais qui convient parfaitement au peu d'exactitude de la détermination de la surface du corps; j'ai considéré en effet le corps humain comme une sphère de densité égale à 1 et dont on pouvait, par conséquent, calculer la surface d'après la formule $4\pi R^2$, R étant égal à $\sqrt{\frac{3\ P}{4\ \pi}}$. Il est loin d'en être ainsi, et les chiffres donnés par M. Sappey et calculés en décomposant le corps humain en une série de cylindres, de troncs de cône ou de sphères, sont beaucoup plus forts (près du double) que ceux donnés ici. Quoi qu'il en soit, et c'est là le point intéressant, l'erreur commise existe pour tous les poids donnés, et il ressort néanmoins du tableau que la quantité de chaleur dégagée est fonction de la surface.

En prenant les chiffres de M. Sappey et en calculant

d'après les données de Quetelet la surface des enfants à différents âges, on peut approximativement doubler les surfaces indiquées par le tableau, et prendre alors les chiffres de 8 microcalories comme indiquant la quantité de chaleur dégagée par un centimètre carré de peau humaine.

M. Ch. Richet [1] a obtenu des résultats semblables avec des lapins pesant de $2^{kg}100$ à $53^{gk}100$:

		Calories par décimètre carré de surface.
Lapin de	$2^{kg},300$	10,79
—	$2^{kg},500$	10,70
—	$2^{kg},700$	10,54
—	$2^{kg},900$	10,62
—	$3^{kg},100$	10,54

Les recherches analogues entreprises sur des cobayes de 140 à 150 grammes conduisent au même résultat que celles faites sur les lapins et on retrouve le chiffre de 10 calories par unité de surface. Ce qui tend à faire admettre que la radiation thermique chez des animaux de même fourrure et d'espèce différente se fait suivant une même loi.

Les chiens, moins protégés par leur tégument contre la déperdition de calorique, produisent plus de chaleur que les rongeurs, et la perte par radiation s'élève chez eux à 14 calories par unité de surface. Enfin l'homme, dont la peau nue est bien moins protégée que celle de tous les animaux, offre également le chiffre le plus élevé, 15 à 17 calories par unité de surface.

Les recherches calorimétriques sur les enfants très jeunes, de 4 jours à un mois, offrent une grande difficulté. Ces petits êtres présentent au refroidissement une résistance excessivement faible. J'ai pris une partie de mes observations, l'enfant sortant de la couveuse à 26° emmailloté dans des langes et des couvertures dont la température prise à l'aide de thermomètres glissés entre les effets variait entre 32° et 27°.

1. Ch. Richet, *loc. cit.*, p. 268.

La température (rectale) de l'enfant était reconnue 40 minutes au moins avant l'expérience. L'enfant changé était remis pendant ce laps de temps dans la couveuse, où ses nouveaux effets prenaient une température fixe. Après le séjour d'une heure dans l'œuf calorimétrique, le thermomètre était introduit de nouveau dans les effets et indiquait une diminution de 1 à 3°. La température rectale avait baissé de 0,5 à 1°. J'ai essayé de déterminer expérimentalement quelle était la chaleur cédée au calorimètre par les effets du maillot. Mais cette correction est presque impossible, et j'ai dû continuer mes observations sur les enfants de cet âge en les mettant complètement nus dans l'appareil, en prenant la précaution de porter la pièce où je faisais mes expériences à une température très élevée, 28° à 31°. Malgré cette atmosphère surchauffée, j'ai toujours constaté un abaissement notable de la température de l'enfant.

Toutefois, malgré ce refroidissement, je n'ai jamais observé aucune complication pulmonaire ou autre chez mes jeunes sujets, et les enfants soumis pendant plus de deux mois à des observations fréquentes se portaient aussi bien que les autres enfants de la crèche. Ce qui tend à faire admettre que, si les enfants présentent au refroidissement une résistance très faible, par contre, cet abaissement de la température n'a pas sur eux l'influence pernicieuse qu'il présente chez l'adulte. Quoi qu'il en soit, il faut tenir compte, dans les calculs, de cette chaleur cédée par refroidissement, et, avec les écarts notés dans ces observations, cette quantité est loin d'être négligeable.

Cette correction est toujours défectueuse, car il est impossible de mesurer exactement la quantité de calories perdues par refroidissement, et nous sommes forcés de prendre un chiffre approximatif. Nous supposons, en effet, comme Liebermeister, que toutes les parties du corps se sont refroidies d'une quantité égale dans le même espace de temps. Il existe là une cause d'erreur, mais elle est assez faible.

Pour l'apprécier, nous avons pris dans plusieurs observations une série de températures périphériques. Les températures axillaires étaient reconnues avec un thermomètre divisé en 25es de degré ; les températures des parois thoraciques ou abdominales, avec un thermomètre de M. Constantin Paul.

TABLEAU F

	TEMPÉRATURE							
	RECTALE		AXILLAIRE		THORACIQUE		ABDOMINALE	
	initiale.	finale.	initiale.	finale.	initiale.	finale.	initiale.	finale.
	degrés.	degrés.	degrés.	degrés.	degrés.	degrés.	degrés.	degrés.
140	36	35,4	36,2	35,3	35	34,3	»	»
144	35,3	34,7	35,7	34,8	35	34,1	35,4	35
152	36,3	35,4	36,4	35,4	»	»	»	»
145	36,2	35,6	36	35,3	»	»	»	»
147	38,2	39,6	37,5	37	34	36,2	37,2	37
135	39,9	»	»	»	38,6	37,7	»	»
139	36,4	35,9	36,5	35,9	»	»	36,2	34,6
»	37,0	36,3	36,8	36,1	35,4	34,3	36,2	35,7

La peau, exposée à l'air, se refroidit rapidement, mais le refroidissement périphérique se ralentit au bout de 6 à 7 minutes et les températures rectale et thoracique donnent alors une courbe sensiblement parallèle.

L'abaissement de température ne paraît pas suivre de loi déterminée, non seulement pour des régions différentes, mais encore pour les mêmes régions sur des sujets différents.

L'influence de l'appareil vaso-moteur et ses fluctuations individuelles se font là ressentir.

Les quelques expériences que nous avons faites dans ce but viennent confirmer celles de Mortimer Granville et Sidney Ringer[1].

1. Mortimer Granville, *The Lancet*, 11 août 1886, p. 205.

Observation I[1]. — Enfant de 15 jours pesant 1,700 grammes est maintenu toute la journée dans une couveuse à 26°.

L'enfant est amené emmailloté dans le cabinet de M. Sevestre, où on maintient une température de 26°.

L'enfant est rapidement déshabillé, mis complètement nu, et on prend simultanément avec des thermomètres étalonnés les températures rectales, axillaires et thoraciques. Tous ces instruments étant portés préalablement à 35° environ, les résultats obtenus sont les suivants :

A	B	C	MINUTES.	TEMPÉRATURE		
				RECTALE.	AXILLAIRE.	THORACIQUE.
				degrés.	degrés.	degrés.
»	»	»	5	36,3	36,2	35,0
36	36	35	10	36,3	0,1	0,1
»	»	»	15	35,8	35,7	34,8
35	35	»	20	35,7	35,6	34,1
35	35	34	30	35,7	»	34,6
35	35	34	40	35,6	»	»
35	35		50	35,6	35,4	»
35	35	34	1 h.	35,5	35,2	34,3

Obs. II[2]. — Enfant de 1 mois pesant 1,900 grammes.

Placé également dans une couveuse à 26°.

L'observation a été prise dans les mêmes conditions, la chambre étant à 27° environ. (La température de la pièce a varié de 26° à 28°,5 pendant la durée de l'observation, une heure, et l'enfant s'est agité continuellement, a crié, de sorte qu'il n'a pas été possible dans ces conditions de prendre les trois températures simultanément.)

MINUTES.	TEMPÉRATURE		
	RECTALE.	AXILLAIRE.	THORACIQUE.
	degrés.	degrés.	d egrs.
3	35,8	36	»
20	35,2	35	»
30	35,0	»	»
40	35,1	»	33,8
50	»	»	34,0
1 h.	35,1	35,1	»

1. Les observations calorimétriques CXXXVII à CLIV ont été prises sur cet enfant.

2. Cet enfant a fourni les observations calorimétriques CLXIV et CLXVIII

Obs. III[2]. — Enfant de 8 mois (?) pesant $3^{kg},8$.

A l'infirmerie pour une légère bronchite.

La température de la salle est de 16°. L'enfant est dans son lit, enveloppé d'une couverture de laine : il est transporté ainsi dans le cabinet à 28°. L'observation est arrêtée à 30 minutes.

MINUTES.	TEMPÉRATURE		
	RECTALE.	AXILLAIRE.	THORACIQUE.
	degrés.	degrés.	degrés.
5	37,7	37,3	35,9
10	37,5	36,8	»
30	37,1	36,7	35,3

Malgré les différences assez considérables qui existent entre ces chiffres, on voit qu'on peut calculer avec une certaine approximation la quantité de chaleur perdue par le refroidissement en partant des différences constatées dans les lectures initiale et finale du thermomètre placé dans le rectum, à la seule condition d'attendre pour prendre la température initiale 10 ou 15 minutes depuis le moment où l'enfant est déshabillé complètement.

En prenant le nombre 83 comme coefficient de chaleur spécifique du corps humain, on peut déduire la quantité de calories fournies au récepteur calorimétrique par le refroidissement, et ce sont les chiffres ainsi corrigés qui ont été inscrits au tableau d'observations. Les corrections dues au refroidissement n'acquièrent une importance réelle que pour des enfants d'un poids inférieur à $2^{kil},500$. Ceux d'un poids supérieur ne se refroidissent pas, ou tout au moins d'une quantité très petite, 2 à 3 dixièmes au plus, et il est impossible dans ce cas de déterminer si l'abaissement constaté est dû à un refroidissement local plutôt qu'à un refroidissement général. Dans quelques cas exceptionnels il y a eu élévation. Les enfants de 6 à 10 kilogrammes, principalement, ne se refroidissent pas : 1° parce que le refroidissement varie en raison in-

1. Correspond aux observations CLVI et CLVII.

verse du poids de l'enfant ; 2° parce que dans un espace limité ces enfants dégagent au point de vue absolu une quantité assez grande de calorique qui maintient autour d'eux une température supérieure, même après cette correction. Les chiffres donnés par quelques enfants, de 1 700 à 1 800 grammes, sont encore très forts : 7 400, 7 800, 8 000 calories. Ces chiffres indiquent réellement la production de calories pendant l'observation, mais ils ne peuvent permettre d'en déduire le nombre de calories produites dans les vingt-quatre heures.

Car ce chiffre élevé trouve encore son explication dans le refroidissement de l'enfant, non plus par suite d'une perte de chaleur exagérée, mais par une production supérieure à la normale.

Lorsqu'un animal se refroidit rapidement, qu'il perd beaucoup de chaleur, il en produit plus qu'à l'état normal. Le système nerveux, cherchant à compenser les pertes produites, détermine une hyperproduction de chaleur, et cette augmentation persiste quelque temps encore après la cessation de la déperdition exagérée de chaleur. M. d'Arsonval[1] avait reconnu ce fait en prenant avec son appareil à température constante des mesures calorimétriques sur des lapins aspergés d'eau froide.

M. Ch. Richet[2], dans des expériences analogues, a trouvé chez le lapin, mouillé, puis séché soigneusement, une augmentation de 12 p. 100. M. Fredericq[3], expérimentant sur lui-même l'action de l'air froid sur la production de l'acide carbonique, trouve également une augmentation de 13 p. 100 de l'acide carbonique exhalé.

Pour mettre en évidence l'influence de la taille sur la production de calorique, il suffit de comparer les quatre tracés inscrits dans le graphique suivant :

1. D'Arsonval, *Bull. Soc. de Biol.*, 27 décembre 1884.
2. Ch. Richet, *Bull. Soc. de Biol.*, 13 décembre 1884.
3. Fredericq, « Régulation de la température » (*Arch. de Biologie*, 1882, fasc. III).

Les tracés I, II, III ont été obtenus directement à l'aide de l'appareil enregistreur à vase compensateur décrit dans le chapitre II, et se rapportant à des enfants de 2, 4 et 7 kilogrammes. Quant au tracé IV, il est calculé d'après les chiffres admis pour l'adulte par les auteurs qui ont déterminé par des procédés divers la quantité de chaleur fournie.

La lecture même du graphique indique les défauts de la méthode

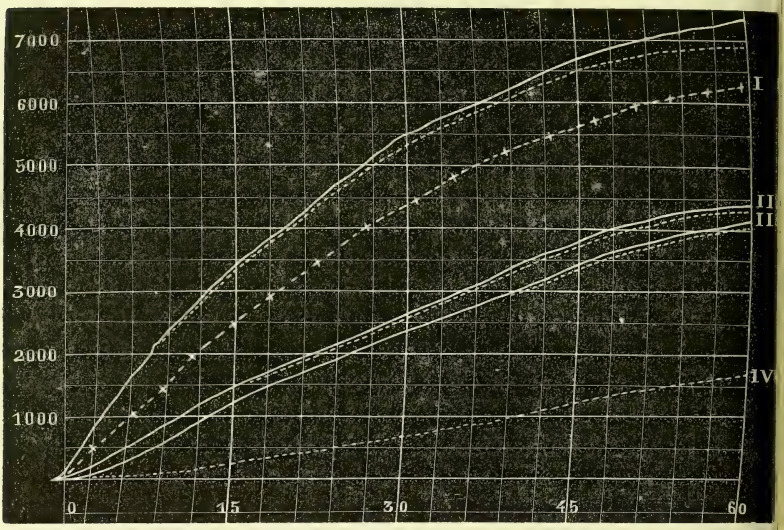

Fig. 73.

Les ordonnées verticales indiquent en minutes le temps écoulé depuis le début de l'expérience. — Les ordonnées latérales représentent la quantité d'eau écoulée à un moment donné (35 centimètres cubes par parallèle). — Toutefois les chiffres de gauche, obtenus en multipliant le nombre de centimètres cubes d'eau écoulés par 67, constante adoptée dans les expériences d'une heure, n'indiquent que la quantité de calories dégagée à la fin de l'expérience.

enregistrante, car j'ai dû, pour les rendre comparables, modifier considérablement ces tracés, le premier surtout ; il faut tenir compte de l'influence de modifications de température de l'air extérieur sur le matelas d'air de la double enceinte, influence qu'il est rarement possible de supprimer complètement.

Dans le tracé I de ce tableau, la ligne pleine donnée par la plume correspond à un certain nombre de centimètres cubes d'eau écoulés qui sont les suivants :

	Cent. cubes écoulés.
15 minutes.	104
30 —	184
45 —	200
1 heure.	213

Mais, pendant la durée de l'expérience, la température de la pièce s'est élevée graduellement, et la lecture du thermomètre donne :

	Degrés.	Cent. cubes à déduire.
10 minutes avant l'observation	23	»
Au début de l'observation. . . .	23,1	»
15 minutes — . . .	23	3
30 — — . . .	23,3	6
45 — — . . .	23,3	6
1 heure — . . .	23,5	12

La correction due à la température est indiquée par la ligne pointillée, il faut noter que, l'inscription se faisant par kilogramme d'enfant, et le sujet étant de 2 kilogrammes, toutes les corrections, comme la quantité totale d'eau tombée, citée plus haut, doivent être divisées par 2.

La courbe ainsi rectifiée donne encore un chiffre trop élevé. Outre la production de chaleur, le graphique inscrit aussi la quantité de calorique cédé par refroidissement. La température rectale indique, en effet, un abaissement de 0,5, soit une perte de 500 calories par kilogramme.

Quoiqu'il soit impossible d'enregistrer directement la courbe, après la correction du refroidissement, on peut, d'après les observations citées antérieurement et faites sur des enfants placés dans les mêmes conditions, tracer une courbe schématique qui doit s'écarter fort peu de la courbe réelle.

Pour les enfants plus âgés, ayant donné les tracés I, II, il suffit de faire la correction due aux modifications de la température extérieure.

V

Hypothermie et Hyperthermie.

Tous les pathologistes et les physiologistes s'accordent à regarder la fièvre comme une hyperthermie, et M. le professeur Jaccoud a donné une définition complète et précise de ce processus morbide.

« La fièvre est un état pathologique constitué par l'accroissement de la combustion de la température organique. Parmi les autres phénomènes de cet état morbide, les uns dé-

pendent de cette anomalie première et fondamentale, les autres sont variables et incertains; seule l'élévation de la température est constante et immuable, au point qu'elle suffit pour spécifier et définir la fièvre[1]. »

Mais, si tous les auteurs admettent, avec quelques modifications, que la fièvre est caractérisée spécialement par une élévation durable de la température, les opinions varient beaucoup lorsqu'il s'agit d'expliquer cette élévation thermique.

La constance de la température normale tient à l'équilibre établi par l'appareil régulateur entre la production de calorique par rayonnement ou évaporation. — Dans la fièvre il y a rupture de cet équilibre, l'observation thermométrique l'indique clairement, mais les variations sont-elles dues à une diminution dans la déperdition ou à une exagération dans la production.

Ces deux opinions ont été soutenues, et on peut réunir en trois groupes les hypothèses et théories construites pour expliquer l'hyperthermie.

1° La production de chaleur reste normale, mais les pertes qui se produisent par les surfaces pulmonaires et cutanées sont diminuées. — C'est la théorie de la fièvre par rétention.

2° Les pertes de chaleur ne sont pas modifiées, mais la production de calorique est notablement accrue.

3° Une troisième théorie éclectique admet l'augmentation simultanée, mais inégale, de la production et de la déperdition de calorique, de telle sorte que les pertes mêmes augmentées ne suffisent plus à maintenir l'équilibre de la température.

M. Traube[1], s'arrêtant principalement sur le premier stade de la fièvre, le *frisson*, explique la fièvre par une rétention, une accumulation de la chaleur normale. Sous l'influence de la cause pyrétogène et par l'intermédiaire du système nerveux, il se produit une constriction des vaisseaux périphériques, qui, diminuant la quantité de sang qui circule sous la surface cuta-

1. Jaccoud, *Traité de Pathol. int.*, II, p. 188.
2. Traube, « Zur Fieberlehre » (*Medic. Centralzeitung*, 1863-64).

née, amène le refroidissement de cette surface et par suite une diminution de rayonnement externe.

Or, la quantité de chaleur produite restant constante, il doit se produire une élévation thermique centrale « d'autant plus forte, dit Traube, qu'à la diminution dans la perte par rayonnement vient s'ajouter la suppression de l'évaporation cutanée, source puissante de déperdition de calorique.

La théorie de Traube a le tort, pour expliquer l'élévation thermique centrale, de s'appuyer sur un stade particulier de la fièvre, le stade de frisson. Or le frisson est toujours précédé d'une augmentation de chaleur, et il ne se produit généralement que lorsque la température a atteint 39° et 40° (Jaccoud). Enfin, dans un grand nombre de cas, il peut manquer. — « Dans l'opération organique qui constitue la fièvre, le frisson n'est qu'un épisode inconstant qui ne peut en aucun cas servir de base et de point de départ à une théorie pathologique [1]. »

Tandis que Traube cherche dans l'anémie cutanée du début de la fièvre la raison de l'hyperthermie, M. Marey [2], frappé du relâchement des vaisseaux périphériques dans l'état fébrile confirmé, admet « que l'élévation de température sous l'influence de la fièvre consisterait bien plus en un nivellement de la température dans les différents points de l'économie qu'en un échauffement absolu ».

Cette théorie n'explique pas l'élévation que l'on constate en prenant les températures centrale, rectale ou vaginale. Et les causes extrinsèques invoquées par M. Marey, les couvertures, les boissons chaudes, l'élévation de la température de la pièce sont loin d'être suffisantes, même quand on les rencontre, ce qui n'est pas toujours le cas.

Dix ans après Traube, Senator [3] reprend sa théorie en la

1. Jaccoud, *Leçons de Clinique médicale*, Paris, 1867, citées dans son *Traité de Pathologie interne*, t. I, p. 97.

2. Marey, *Physiologie de la circulation*, 1863, p. 361.

3. Senator, *Untersuchungen uber den fieberhaften Process und seine Behandlung*. Berlin, 1873.

modifiant : il y aurait, d'après lui, une faible augmentation dans la production de calorique, mais l'élévation thermique serait due à des diminutions périodiques dans la perte de chaleur.

Cette théorie de la fièvre par rétention de chaleur a contre elle presque toutes les observations faites à l'aide de méthodes diverses sur les fébricitants, — les modifications dans la production du calorique étant étudiées par le dosage des produits des oxydations génératrices de la chaleur (acide carbonique et urée) et les variations dans la déperdition par la méthode calorimétrique.

Le dosage de l'urée, résidu ultime de l'oxydation des albuminoïdes, a été entrepris par un certain nombre d'expérimentateurs[1], Leyden, Ulrich, Rosenstein, Fouilloux, etc.

Les variations dans l'excrétion de l'azote ont une faible importance, puisque l'urée et les produits analogues n'indiquent que le dixième environ des oxydations totales. Les chiffres obtenus sont du reste contradictoires, et les divergences s'expliquent en ce que l'on peut admettre que l'urée produite ne s'élimine pas aussitôt, ou bien que l'oxydation des matières albuminoïdes n'atteint pas immédiatement son maximum, et qu'il existe des produits d'oxydations intermédiaires qui ne se transforment que plus tard en urée.

Pour étudier comparativement les quantités d'urée émises par l'homme sain et le fébricitant, il est nécessaire de se placer dans des conditions identiques de régime ; l'urée, en effet, étant un produit de la combustion des matières albuminoïdes, il suffit chez l'homme sain de modifier son alimentation pour amener des variations du simple au double dans l'excrétion de l'urée.

En comparant les chiffres d'urée excrétée par un homme sain observant une diète rigoureuse et un fiévreux, on trouve généralement une augmentation parfois considérable pour ce dernier[2].

1. Récapitulation des travaux antérieurs à 1870, dans la thèse de Hirtz : *Essai sur la fièvre*, Strasbourg, 1870.

2. Malgré les nombreux travaux entrepris sur ce sujet, nous avons repris,

Tandis que l'homme sain élimine 0,50 en vingt-quatre heures par kilogramme, HIRTZ trouve que le fébricitant élimine 1,10, 1,50, 1,80[1].

Les variations dans l'absorption de l'oxygène et dans l'excrétion de l'acide carbonique ont donné lieu à de nombreux travaux. Parmi les plus importants on peut citer ceux de LIEBERMEISTER, REGNARD, COLASANTI, SENATOR, WERTHEIM, BUTTE[2].

LIEBERMEISTER, dans ses observations sur un malade atteint de fièvre intermittente, a trouvé que le contenu proportionnel d'acide carbonique dans l'air est diminué.

Cette diminution de 10 p. 100 environ est due à la plus grande fréquence des mouvements respiratoires; la quantité absolue pour une période donnée est au contraire augmentée de 20 à 30 p. 100.

Nous citons une de ses observations sur un homme de 62 kilogrammes atteint de fièvre tierce. Les chiffres indiquent l'acide carbonique en grammes.

M. CH. RICHET et moi, cette étude des variations de l'urée d'après les modifications apportées dans le régime alimentaire. Ces recherches ont été poursuivies pendant deux mois sur un nommé S..., sur lequel MM. CH. RICHET et HANRIOT étudiaient les variations des échanges respiratoires.

Parmi les causes diverses agissant sur l'excrétion de l'urée, une des plus puissantes est la quantité de boisson ingérée. C'est ainsi que S..., soumis à un jeûne *absolu* d'aliments et de liquides, excrète en 24 heures 6 grammes d'urée, soit 0gr,1 par kilogramme, chiffre inférieur à ceux qu'ont donnés les auteurs. Mais le lendemain il absorbe 2 100 grammes d'eau et rend 32 grammes d'urée, soit 15 grammes d'azote, tandis que les aliments pris dans les 24 heures ne représentent que 12 grammes d'azote. Il s'est donc produit, sous l'influence du jeûne des boissons, une rétention passagère d'urée dans l'organisme, suivie d'une véritable débâcle d'urée à la suite de l'absorption d'une quantité considérable de liquide.

Dans les expériences comparatives entre l'homme sain à jeun et le fébricitant, il faut tenir compte de ce fait que le malade boit beaucoup.

1. HIRTZ, *loc. cit.*, p. 45.

2. LIEBERMEISTER, *Handbuch der Path. und Therap. des Fiebers*, Leipzig, 1875, p. 327. — REGNARD, *Recherches expérimentales*, etc. Thèse, Paris, 1873. — COLASANTI, *Arch. für gesammte Physiologie*, t. XIV, p. 125. — WERTHEIM, *Maly's Jahresbericht*, t. XI, p. 387. — BUTTE, *Recherches sur les variations de l'exhalation de l'acide carbonique*. Thèse, Paris, 1883.

HEURES.	PÉRIODE DE CHALEUR.	APYREXIE.	PÉRIODE DE SUEUR.	APYREXIE.
h. m.	grammes.	grammes.	grammes.	grammes.
0,30	20,7	13,8	19,6	16,1
1,00	19,2	15,0	17,8	17,0
1,30	19,0	14,6	18,8	16,0
2,00	18,7	14,7	17,3	16,0
TOTAUX. . .	17,6	58,1	73,5	65,0

Pendant la durée de l'observation faite dans la période de chaleur (2 heures), la température s'était élevée de 39 à 40°,5.

Dans la troisième observation (stade de sueur), elle avait baissé de 40 à 38°,3 dans le même laps de temps (2 heures). L'excrétion de l'acide carbonique dans la première observation a donc augmenté de 31 p. 100 sur la seconde observation.

Cette augmentation n'est plus que de 20 p. 100 dans les deux autres.

M. P. REGNARD, dans un travail important sur la respiration[1], étudie les modifications des échanges gazeux dans les fièvres de différents types, et il établit que :

1° Dans les fièvres franches et les inflammations aiguës, la consommation d'oxygène est augmentée et l'exhalation de l'acide carbonique l'est également, mais dans des proportions moindres. Le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O^2}$ varie entre 0,5 et 0,6 au lieu de 0,8, chiffre physiologique ;

2° Dans les fièvres lentes hectiques, les combustions sont encore augmentées, mais moins que dans les fièvres franches ; l'exhalation de CO^2 est moindre encore par rapport à l'oxygène :

$$\frac{CO^2}{O} = 0,5.$$

1. REGNARD, *Recherches expérimentales sur les variations pathologiques des combustions respiratoires*. Thèse. Paris, 1873.

3° Dans les cachexies, il existe une diminution dans l'absorption de l'oxygène et l'exhalation de l'acide carbonique, sans modification du quotient respiratoire :

$$\frac{CO^2}{O} = 0,7 \text{ et } 0,9.$$

Un autre procédé pour démontrer l'augmentation des combustions totales consiste à évaluer les pertes de poids journalières éprouvées par le fébricitant et de les comparer à celles que subit un homme sain et soumis aux mêmes conditions de régime alimentaire et d'activité musculaire.

Nous devons encore à Liebermeister une série complète d'observations prises sur 23 malades. Nous ne citerons que ses conclusions : Les pertes insensibles sont augmentées pendant la fièvre, et la comparaison des pertes pendant les fièvres intenses aux pertes à l'état normal donne une proportion de 40 p. 100 en faveur de l'état fébrile ; mais, d'autre part, la perte de poids ne serait que de 7 grammes par kilogramme. Or les expériences de Ranke sur l'homme tendent à faire admettre une perte de 15 grammes par kilogramme dans l'inanition.

La perte de poids dans la fièvre serait donc moitié de la quantité perdue dans l'inanition.

Cette différence s'explique par la rétention de l'eau des excrétions chez le fébricitant.

D'autre part, Weber a trouvé chez les fébricitants une perte de 30 à 44 grammes par jour, tandis que des individus sains, soumis à la diète, ne perdaient que 23 à 30 grammes.

Les expériences sur les chiens donnent les mêmes résultats.

Les résultats obtenus par ces diverses méthodes tendent en général à établir que, dans la fièvre, il y a production exagérée de calorique.

Les recherches de calorimétrie directe pour étudier sur l'homme malade les modifications de la déperdition de calo-

rique sont peu nombreuses, et jusqu'ici nous ne connaissons que celles de MM. Leyden et Liebermeister[1].

Les procédés de ces observateurs ayant été exposés dans l'historique, je me contenterai de donner les recherches faites sur les fébricitants.

Une première série de recherches faites, — la jambe étant nue dans l'appareil, — sur l'homme sain, sur un phtysique, sur un typhique et sur des malades atteints de *febris recurrens*, prouvent que la perte de chaleur dans la fièvre est bien plus forte qu'à l'état sain ; à 40°, la perte peut être près du double de la quantité normale.

La quantité perdue n'est pas dans la fièvre proportionnelle à la température. C'est au début de l'accès, et non lors du summum de la fièvre, que cette quantité est la plus considérable.

Une seconde série a été faite sur le membre recouvert de façon que les pertes répondent à des conditions normales.

Pour l'homme sain, le calcul montre qu'en une heure la perte est de $0^{cal},12$, soit pour tout le corps en 24 heures 2 240 000 calories (soit $44^{cal},3$ par pouce carré de la surface).

Dans la fièvre la plus intense, la perte de calorique s'élève moitié plus, et deux fois plus qu'à l'état normal ; la perte est surtout considérable dans le stade critique, la quantité de calorique perdue s'élève à trois fois la normale.

Liebermeister, introduisant un fiévreux de 39 kilogrammes dans le bain, constate que la quantité de calories cédée à l'eau est de 172 000 : en prenant 0,83 pour coefficient calorique du corps humain, on devrait trouver un abaissement de température de

$$\frac{172\,000}{39 \times 0,83} = 5^{\circ}\,3.$$

1. M. Weber a donné, dans sa thèse : *Des conditions de l'élévation de température dans la fièvre*, Paris, 1872, une analyse très complète des recherches de Leyden et de Liebermeister.

Or cet abaissement n'est que de 2°,1 — l'écart a été comblé par une augmentation de production égale à 830 × 39 × 3,2 = 103 750.

Liebermeister emploie des bains à divers degrés et obtient des résultats très différents suivant les températures de l'eau. La différence entre la quantité de chaleur dégagée soit par l'homme sain soit par l'homme malade, suivant la température du bain, s'atténue à mesure que les bains deviennent plus froids.

D'après les résultats de ses expériences, Liebermeister[1] admet qu'un fébricitant, pour conserver sa température, doit augmenter sa production de chaleur.

Pour 1 degré, de.	6	p. 100
— 2 degrés, de.	12	—
— 3 degrés, de.	18	—
— 4 degrés, de.	24	—

Ainsi, d'après Liebermeister, l'augmentation dans la production de chaleur chez le fiévreux suivrait exactement une progression arithmétique.

J'ai signalé au commencement de ce mémoire les critiques soulevées sur la méthode de Liebermeister ; il était donc des plus intéressants d'utiliser le calorimètre à air pour l'étude des modifications de la radiation thermique dans les différents processus pathologiques.

Malheureusement les dimensions d'un appareil déjà très volumineux pour un calorimètre rendent cette étude impossible sur l'adulte et même sur les enfants d'une certaine taille. Quoique présentant une capacité de 1 500 litres, l'œuf calorimétrique ne permet pas de prendre des observations dans des conditions favorables chez des enfants pesant plus de 10 kilos; au delà de ce poids, la quantité de chaleur absolue que dégage l'enfant élève la température du milieu d'une façon notable. Cette élévation de la température a encore pour effet d'empêcher la condensation de la vapeur d'eau exhalée sur

1. Tableaux cités in Lorain, *loc. cit.*

les parois de l'œuf, de sorte que l'enfant se trouve dans un milieu artificiel, tant au point de vue de la chaleur que de l'état hygrométrique, et qu'il entre rapidement en transpiration. On comprend qu'il est impossible de tirer des conclusions d'expériences entreprises dans ces conditions.

La nécessité de prendre des jeunes sujets a forcément limité mes recherches, et je dois signaler dès maintenant les lacunes regrettables que je n'ai pu aborder jusqu'ici.

Les états fébriles que j'ai étudiés étaient dus presque tous à des broncho-pneumonies, cette maladie si fréquente dans les hôpitaux d'enfants. Je reconnais volontiers que la broncho-pneumonie est loin de réaliser un type favorable pour l'étude de la fièvre. Le frisson manque toujours ou passe inaperçu. Quand la maladie atteint un degré aigu, on rencontre tous les phénomènes d'asphyxie, dyspnée intense, coloration blafarde de la peau, lèvres tuméfiées et violettes, rythme respiratoire parfois doublé. Ce sont là certainement des conditions défavorables pour étudier le processus fébrile au point de vue de la thermogénèse, mais la broncho-pneumonie a aussi de grands avantages : la marche irrégulière de cette maladie, ses oscillations, permettent d'étudier sur le même enfant, pendant une période relativement assez courte, les modifications de la radiation dans les différentes phases de pyrexie et d'apyrexie.

On voit souvent, en effet, chez ces petits malades, après quelques jours d'une fièvre intense, tous les symptômes s'amender. La fièvre tombe, le pouls est moins fréquent, la dyspnée disparaît, mais cette amélioration n'est le plus souvent que passagère, et les symptômes graves réapparaissent, amenant presque toujours, au moins dans les hôpitaux, une terminaison fatale (80 p. 100 de mortalité dans la statistique hospitalière).

La même uniformité dans la cause morbide se rencontre pour toutes mes observations, prises sur des enfants présentant de l'hypothermie : ce sont tous de jeunes enfants arrêtés

dans leur développement par la syphilis ou la tuberculose, et présentant pour la plupart tous les symptômes de l'athrepsie. Ces malheureux enfants arrivent à l'hôpital dans un état de délabrement physiologique pitoyable. Leur appareil digestif, fatigué et usé par une nourriture irrationnelle, se refuse à digérer le lait qu'on essaie de leur donner, et l'on retrouve dans leurs fèces, quand ils ne le rejettent pas par vomissements, la presque totalité du lait coagulé, mais inattaqué. On comprend que dans ces conditions la production de chaleur doit être très affaiblie : c'est ce qu'indique le tableau où sont résumées ces observations.

Pour juger de l'affaiblissement considérable des fonctions de la thermogénèse chez ces petits malades, il faut comparer les chiffres du tableau avec les quantités de calories fournies pour un enfant sain de même poids :

NUMÉROS des OBSERVATIONS.	MALADIES.	TEMPÉRATURE RECTALE.	CALORIES par KILOGRAMME et par HEURE.	POIDS en KILOGRAMMES.
		degrés.		
26	Tuberculose.	35,4	2 804	4,500
101	—	35,4	2 990	5,0
31	—	35,6	3 150	5,200
28	—	35,8	3 120	4,500
44	—	36,0	3 350	4,0
42	Syphilis.	36,0	3 300	7,500
46	Tuberculose.	36,0	2 720	3,500
29	—	36,2	3 250	5,0
72	Pneumonie caséeuse.	36,2	3 140	7,0
102	Tuberculose.	36,4	3 300	6,0
74	Pneumonie caséeuse.	30,5	3 250	7,200
80	Tuberculose.	36,7	3 695	
77	Syphilis.	36,8	3 250	3,5
115	Tuberculose.	36,8	3 690	7,0
106	—	36,8	3 500	7,0

En adoptant le chiffre de 4 300 calories comme chiffre normal pour un enfant sain de $6^{kg},500$ à $7^{kg},500$, on voit qu'il

existe une diminution de 22 p. 100 environ pour une température rectale de 36°,5, et de 27 p. 100 pour une température de 35°,4. Ces chiffres sont un peu plus élevés que ceux donnés dans une note à l'Académie des Sciences, où j'avais pris le chiffre de 4 000 comme chiffre normal.

L'observation XXVI a été fournie par une enfant arrivée à la dernière période de l'athrepsie, Jeanne B..., âgée de deux ans, couchée au lit n° 15 de la salle Sainte-Geneviève. Elle présentait en outre des lésions rachitiques accentuées.

Depuis deux jours cette enfant rejetait tout le lait qu'on essayait de lui faire prendre. La température, qui, le jour de son entrée, le lundi 10 juillet 1885, était, à six heures du soir, 36°,8, était montée le lendemain à 37°,2, et elle avait donné au calorimètre 4 221 calories, chiffre normal (Obs. XXV), et enfin le mercredi matin, à neuf heures, la température tombait brusquement à 35°,4. La température axillaire était de 0°,2 plus élevée. L'enfant fut placée tout habillée dans l'appareil et parut s'endormir pendant la durée de l'observation.

La température rectale prise immédiatement après indiquait une augmentation de 0°,1. La température axillaire, au contraire, s'était abaissée de 0°,2 et se trouvait ainsi inférieure à celle observée dans le rectum.

A quatre heures l'enfant mourait; sa température n'a malheureusement pas été prise dans l'après-midi.

L'observation avait été faite dans d'excellentes conditions, la température de la pièce s'étant élevée de 17°,05 à 17°,45 dans l'espace d'une heure et demie.

Les vêtements qui recouvraient l'enfant étaient depuis une heure au moins sur elle, suivant la règle adoptée dans les observations faites sur les enfants avec vêtements; enfin, pour m'assurer de l'intégrité de l'appareil, je le mis immédiatement en communication avec le manomètre de contrôle, qui indiqua une dépression persistante pendant deux heures. Le refroidissement étant obtenu, je fis une nouvelle observation avec un enfant à température élevée à 38°,5, et je trouvai 4 300 calories (Obs. XXVII). Ce résultat pouvait me tenir lieu d'un nouveau contrôle.

Une observation (LXXVI) faite sur une petite syphilitique a donné un chiffre encore plus bas, 2 720.

Cette enfant, Henriette R..., était entrée le 10 décembre 1886 dans un état de cachexie avancée, le corps couvert d'une éruption de nature syphilitique. Des ulcérations de même nature existaient sur les organes génitaux et autour de l'anus; enfin un écoulement nasal et une odeur fétide complétaient cette collection d'accidents syphilitiques. La malpropreté de cette malheureuse et les nombreux pediculi qu'elle

nourrissait, indiquaient les soins qu'elle pouvait avoir reçus dans sa famille.

L'auscultation ne révélait rien dans les poumons, le ventre était dur, ballonné et douloureux au toucher. Il existait une diarrhée verte depuis longtemps, disait la mère.

L'enfant était au sirop de Gibert et au lait. Une partie de ce lait passait sans être digéré.

La température axillaire était de 35°,8, la température rectale étant de 36°. L'enfant fut introduite avec les précautions ordinaires. A la fin de l'expérience, la température axillaire était tombée à 35°,4, la tempé-

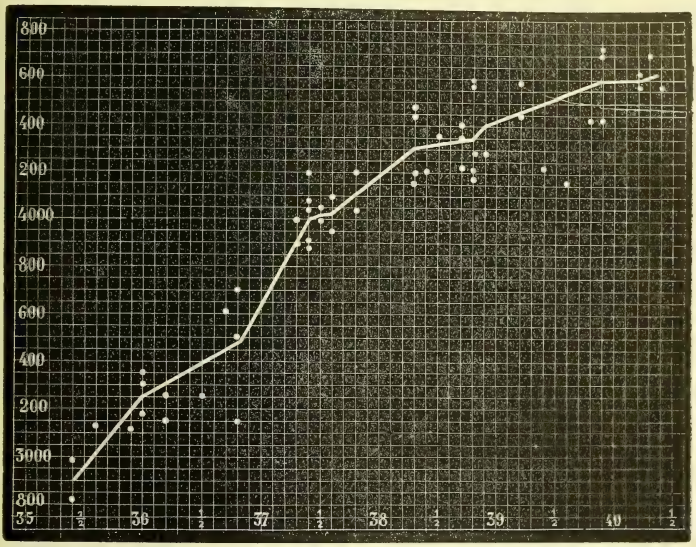

Fig. 74. — Mesures calorimétriques se rapportant à des enfants sains ou malades de températures différentes.

Sur l'ordonnée inférieure sont marquées les températures rectales correspondantes 35°,5 à 40°,5-S. Sur l'ordonnée latérale, les quantités de calories produites par kilogramme La courbe a été tracée d'après la moyenne arithmétique de ces différents points disposés en groupes homogènes.

rature rectale à 35°,8. L'enfant s'était beaucoup agitée dans la première demi-heure, mais elle s'était endormie dans la seconde.

Deux jours après, une amélioration sensible s'était manifestée, le lait était mieux digéré, la température remontait à 36°,8 et l'enfant donnait 3350 calories (Obs. LXXVII). La mère, malgré l'avis contraire, voulut reprendre son enfant, et l'observation ne put être poursuivie.

La seconde série d'observations comprend des tempéra-

tures fébriles, et elles sont prises sur des enfants atteints, pour la plupart, de broncho-pneumonie.

NUMÉROS des OBSERVATIONS.	MALADIES.	TEMPÉRATURE RECTALE.	CALORIES par KILOGRAMME et par HEURE.	POIDS en KILOGRAMMES.
		degrés.		
107	Broncho-pneumonie.	38,2	4 300	7,400
120	—	38,2	4 154	7,0
14	Tuberculose.	38,2	4 460	7,500
118	Broncho-pneumonie.	38,2	4 457	6,0
116	—	38,4	4 200	7,0
49	Varicelle.	38,5	4 087	7,600
61	Pleurésie.	38,5	4 355	6,000
108	Broncho-pneumonie.	38,7	4 350	5,000
109	—	38,7	4 400	7,200
114	—	38,7	4 221	7,000
20	Pneumonie.	38,8	4 220	10,000
21	Broncho-pneumonie.	38,8	4 257	10,000
41	—	38,8	4 457	9,0
43	—	38,8	4 560	6,900
24	—	38,8	4 154	10,0
6	—	38,9	4 513	6,6
40	—	38,9	4 288	8,0
48	Varicelle.	39,0	4 953	7,500
23	Broncho-pneumonie.	39,2	4 447	8,0
21	—	39,2	4 570	10,0
42	—	39,4	4 221	7,0
39	—	39,6	4 210	7,0
123	—	39,9	4 680	5,0
124	—	39,9	4 824	6,100
110	—	39,9	4 800	6,5
125	—	39,9	4 650	7,0
122	—	40,2	4 624	6,0
124	—	40,2	4 557	6,0
129	—	40,3	4 760	7,100
111	—	40,4	4 557	6,200

La température rectale indiquée est la température initiale; mais dans la majorité des observations il a été fait deux lectures. Chez les enfants de 6 à 10 kilogrammes les deux chiffres diffèrent généralement fort peu.

Un simple coup d'œil jeté sur cette courbe indique une

augmentation graduelle de sa production de calorique, correspondant à l'élévation thermique[1].

A 38°,5 le chiffre moyen est de	4 300,	soit une augmentation de	10	p. 100
39°,5 —	4 500,	—	12	—
40°,5 —	4 600,	—	15	—

Mais, si l'on réunit les observations prises sur un même enfant, on trouve que le rayonnement n'est pas toujours en rapport constant avec la température. Ainsi la petite Legrand, salle Sainte-Catherine, a été soumise dans le cours de sa broncho-pneunomie à 6 observations. (Une des observations a dû être négligée par suite de modifications brusques dans la température de la pièce où se trouvait le calorimètre.) Les cinq restantes donnent les résultats suivants :

NUMÉROS.	POIDS.	TEMPÉRATURE.	CALORIES.
	kilog.	degrés.	
39	8,0	39,5	4 210
40	7,900	38,9	4 288
41	7,900	38,8	4 557
42	7,0	39,4	4 221
43	6,900	38,8	4 557

Chez cette enfant, atteinte d'une broncho-pneumonie qui devait l'enlever en quinze jours, la quantité de calories, dégagée à 38°,8, a toujours été supérieure à celle dégagée à 39°,4 et 39°,6.

Plusieurs séries d'observations faites sur des enfants en cours de broncho-pneumonie donnent des résultats analogues.

Enfant couché au n° 19 de l'infirmerie des Enfants-Assistés.

Agé de 3 mois et pesant 4 kilog. Cet enfant envoyé au dépôt avait eu

1. P. Langlois, « De la calorimétrie chez les enfants malades » (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 21 mars 1887).

la nuit précédente des convulsions (?) d'après les renseignements donnés à la surveillance.

L'auscultation indiquait de nombreux râles sous-crépitants fins disséminés dans toute la poitrine. La température à midi était de 38°,7. L'enfant placé dans le calorimètre s'est endormi immédiatement.

Résultat : 4227 cal. (Obs. CXIV) à midi.

Le lendemain 2 février, les râles sont localisés principalement dans le poumon gauche. Quelques râles crépitants sous l'aisselle. La température qui s'était élevée la veille à 39°,2 est de 38°,4.

Résultat : 4151 cal. (Obs. CXVI) à 11 h. 30.

Le 4 février, la situation ne s'est pas modifiée; pas de souffle. L'enfant est plus gai et cependant le dégagement de calories est plus considérable, 4557, avec une température de 38°2 (Obs. CXVIII) à midi.

Le 5, même état, 38°,2 = 4154 calories, observation faite à 8 heures.

Cet enfant avec une température nettement fébrile, 38°,7 donne un chiffre plutôt inférieur au chiffre normal d'un enfant de sa taille et c'est quand l'amélioration se manifeste, qu'il donne un chiffre assez élevé.

Ces observations seraient en faveur de l'opinion de Marey et Traube.

Signalons encore brièvement l'observation du n° 12. — Le 30 janvier, à 10 heures, la température est de 39°,9, l'enfant présente une dyspnée assez intense, râles crépitants à droite, souffle léger à la hauteur de la pointe de l'omoplate. 35 à 40 respirations par minute, 4800 calories à 10 heures (Obs. CX). A 2 heures, nouvelle observation (CXI). Température : 40°,4 = 4557 calories.

Le lendemain 31 janvier, la température est brusquement tombée à 37°,4. Le souffle a disparu, il en est de même de la dyspnée et de la cyanose du visage. 4300 calories (Obs. CXII).

Le 1er février, l'état général est bon, la température est à 37°,5 = 4240 calories à 8 heures (Obs. CXIII).

Le 5 février, la température, qui depuis trois jours oscillait entre 37° et 38°,2, monte brusquement le soir à 40°,05, et, le 6 février, on trouve de nouveau tout le syndrome broncho-pneumonique et la température à 10 heures est de 40°,3 = 4690 calories (Obs. CXIX).

Le 8 et le 9, la dyspnée augmente, la température reste élevée, avec une production de calorique considérable.

Le 9, 40°,2 = 4757 calories (Obs. CXXIV).

Le jour même apparaît une éruption de rougeole et l'enfant était envoyée dans le service d'isolement. Elle mourait le lendemain avec une température de 43°,3 (température prise avec deux thermomètres différents).

En résumant cette observation, on trouve :

Obs. 110.	39°,9.	4,800 calories.	30	janvier.
— 111.	40°,4.	4,557 —	30	—
— 112.	37°,4.	4,300 —	31	—
— 113.	30°,5.	4,240 —	1er	février.
— 119.	40°,3.	4,690 —	5	—
— 124.	40°,2.	4,757 —	9	—

Dans cette série d'expériences, la quantité de calories dégagée, quoique toujours supérieure au chiffre admis pour un enfant sain, n'augmente pas en raison directe de la température rectale observée, le maximum ayant été atteint à 39°,9.

Liebermeister avait signalé une pareille discordance dans les rapports entre l'exhalation de l'acide carbonique et l'élévation de la température.

Dans une série d'observations faites sur une jeune fille de 57 kilog., sujette à des accès de fièvre intermittente, il trouve 53lit,7 d'acide carbonique exhalé en 2 heures, la température étant de 37°,2, et, chez la même personne à 41°, il ne trouve que 56°,9 d'acide carbonique, chiffre bien inférieur à ceux qu'il trouve généralement dans le stade de chaleur.

Une enfant atteinte de varicelle (Obs. XLVIII et XLIX) et présentant une élévation de température notable, a donné des chiffres très inférieurs, 4087 à 38° et 3955 à 39°. Cette enfant, âgée de 5 ans, ne présentait aucune autre maladie que cette éruption bénigne, et les deux observations ont été prises l'une à 10 heures (XLIX) ; la première (XLVIII) à 2 heures, par une température extérieure de 14°.

Malgré les exceptions que nous venons de citer, l'ensemble des résultats indique que la production de calorique augmente avec la température. Cette augmentation dans la déperdition de chaleur est assez faible, comme on voit ; mais elle suffit cependant pour montrer que l'élévation thermique, loin d'être due à une rétention *permanente* de calorique, provient d'une augmentation dans les combustions interstitielles.

Il existe en un mot une *corrélation directe* entre la température et la radiation, sans qu'on puisse établir une loi précise entre ces deux phénomènes.

Conclusions.

I. Les mesures de la radiation calorique chez l'homme par le procédé du calorimètre à air présentent un double avantage : 1° d'être obtenues à l'aide d'un appareil très sensible, enregistrant les plus faibles dégagements caloriques ; 2° d'être prises sur des sujets placés dans des conditions s'écartant très peu des conditions physiologiques normales.

II. Les variations dans le rayonnement de la chaleur humaine sont dues à deux ordres de causes : 1° les unes indépendantes du sujet, variations atmosphériques, influence de l'heure et de l'alimentation, vêtements ; 2° les secondes inhérentes à l'individu, la taille, l'état normal et l'état morbide, l'activité du système nerveux.

III. La radiation thermique est fonction de la température extérieure, elle paraît atteindre son maximum d'activité chez l'homme nu vers 18°.

IV. Le rayonnement thermique passe dans une journée par deux maxima, l'un vers 10 heures, l'autre vers 3 heures, correspondant aux maxima signalés dans l'absorption d'oxygène.

V. Il existe une étroite relation entre la taille et la production de chaleur. Ainsi, un enfant de 7 kilog. perd par unité de poids 2 fois et demie plus qu'un adulte de 60 kilog., mais cette différence disparaît quand on compare les surfaces respectives des deux sujets. La perte de chaleur par unité de

surface est constante, elle est de 8 microcalories environ par centimètre carré. Cette perte de calorie par unité de surface est fonction du tégument ou des vêtements, l'homme nu présentant un chiffre plus élevé que les animaux.

VI. Dans les maladies chroniques avec hypothermie, il y a diminution de production de calorique.

Cette diminution est de.	20 p. 100	à 36°,5
— —	25 —	à 35°,5

Dans les maladies avec hyperthermie, il existe une augmentation sensible dans la production de chaleur.

Cette augmentation est de.	10 p. 100	à 38°,5
— —	12 —	à 39°,5
— —	15 —	à 40°,5

Contrairement à l'opinion de quelques auteurs, la thermogénèse et la température paraissent être en corrélation directe dans les maladies.

APPENDICE

Note sur les récents travaux de calorimétrie

(1888-1892)

Depuis 1887, date à laquelle a paru ce mémoire *Sur la calorimétrie directe chez l'enfant*, il a été fait de nouvelles observations calorimétriques et il sera utile de présenter un court résumé de ces travaux.

Malgré les critiques exposées par M. D'ARSONVAL lui-même, il y a lieu de remarquer que presque tous les travaux faits sur la quantité de chaleur émise par les animaux ont été poursuivis avec des calorimètres à air dont le principe de construction est analogue à ceux que pour la première fois ont employés MM. D'AR-

SONVAL et CH. RICHET : seul le système employé pour mesurer la dilatation de l'air varie.

C'est ainsi que ROSENTHAL [1], qui en 1878 avait construit un calorimètre à double enceinte renfermant de l'aldéhyde, dont le point d'ébullition est 21°, paraît avoir renoncé à cet appareil, puisque ses travaux de 1888 et 1889 ont été poursuivis avec un calorimètre à air à triple paroi. Sans entrer dans la description complète de cet appareil, il nous suffira de dire qu'il diffère de celui décrit dans notre mémoire : 1° par l'existence d'un deuxième espace circulaire destiné à ralentir et surtout à régulariser le refroidissement du premier manchon qui renferme l'air dont on mesure la dilatation ; 2° par un serpentin compris dans ce premier manchon et par où passe l'air échauffé de l'enceinte centrale où se tient l'animal. On recueille ainsi la chaleur cédée à l'air de cet espace, air qu'il est nécessaire de renouveler suffisamment pour assurer à l'animal une atmosphère normale.

Les mesures sont faites au moyen d'un manomètre différentiel à pétrole, chacune des branches communiquant avec un calorimètre semblable. On évite ainsi, ou du moins on atténue considérablement, les causes d'erreur dues aux variations de température et de pression du milieu extérieur. Ce dispositif est identique à celui qu'avait d'abord imaginé M. D'ARSONVAL.

ROSENTHAL règle son calorimètre en faisant brûler un volume connu d'hydrogène pur, et d'après ses expériences il donne la formule suivante pour traduire en calories les déviations de la colonne manométrique :

$$W = E\, m \frac{T\, a}{b\, a}$$

En d'autres termes, la chaleur W cédée au calorimètre par l'animal est obtenue en multipliant une constante E, spéciale à chaque appareil, par le nombre des degrés de l'échelle manométrique et par une fraction ayant pour numérateur la température initiale (calculée d'après une échelle absolue) et le dénominateur la pression barométrique. ROSENTHAL conseille en outre, surtout pour les grands calorimètres, et afin d'arriver le plus rapidement possible au moment d'équilibre de l'émission calorique, de chauffer l'appareil au moyen d'un bec de gaz, avant l'intro-

1. ROSENTHAL, « Calorimetrische Untersuchungen ». — *Du Bois-Reymondss Arch.*, 1889. f. 2, p. 1.

duction de l'animal, approximativement jusqu'à la température que l'on suppose avoir : un thermomètre placé dans la chambre moyenne permet de se rendre compte de ce point.

L'appareil utilisé par FREDERICQ [1] et ANSIAUX [2] est le calorimètre compensateur de D'ARSONVAL. Au lieu de l'appareil inscripteur à cloche de ce dernier, les physiologistes belges emploient, comme ROSENTHAL, le manomètre à pétrole. L'appareil est réglé par l'échauffement produit par le passage d'un courant constant dans un fil de maillechort introduit dans le calorimètre.

La résistance du fil employé étant de 0,39 ohm suivant la formule de JOULE, on obtenait :

$$W = \frac{I^2R}{9\,81 \times 424} \times 3600 = \frac{(6.7)^2 \times 0.39}{9.81 \times 424} \times 3\,600$$

soit 153 calories par heures.

Ce dégagement de chaleur produit au bout de $2^h,15$ un déroulement qui reste stationnaire de 275,4 mm., soit par calories heures 18 mm. La durée de l'expérience est donc déterminée par le temps nécessaire à l'obtention du point fixe.

U. Mosso [3] a imaginé également un calorimètre à air. Pour permettre d'obtenir un refroidissement rapide de l'appareil, U. Mosso construit son calorimètre en deux parties indépendantes, la chambre qui reçoit l'animal formée par une tôle mince, pouvant s'enlever de la cuve qui constitue la seconde enveloppe ; un espace annulaire est réservé entre les deux parois, et le tout est fermé chaque fois au mastic. La mesure, qui rappelle le calorimètre à siphon de CH. RICHET, se fait à l'aide d'un appareil de WOLF en communication avec le pléthysmographe de A. Mosso. Cette disposition présente l'avantage sur l'appareil à siphon d'indiquer et d'enregistrer les diminutions de température de l'air de l'enceinte.

Le calorimètre décrit par RUBNER [4] est trop semblable à ceux

1. FREDERICQ, « De l'action physiologique des soustractions sanguines. » *Travaux du laboratoire de Liège*, t. I, 1888.

2. ANSIAUX, « De l'influence de la température chez les animaux à sang chaud. » *Travaux du laboratoire de Liège*, 1889-1890.

3. U. MOSSO, « La doctrine de la fièvre et les centres thermiques cérébraux. » *Archives italiennes de biologie*, 1890, fasc. III.

4. RUBNER, « Ein Calorimeter für physiologische und hygienische Zwecke ». *Zeitsch. f. Biologie*, 1889, p. 400.

décrits plus haut pour qu'il soit nécessaire d'en donner une description très détaillée. L'air dilaté vient soulever une cloche reposant sur de l'huile ; cette cloche est équilibrée par un contrepoids, et le fil de soutien actionne l'aiguille d'un cadran sur lequel on fait la lecture.

Rubner a fait du calorimètre par rayonnement une critique très serrée, et il montre que la dilatation de l'air mesurée par les appareils enregistreurs n'est pas exactement proportionnelle à la quantité de calories cédées à l'appareil. La radiation de l'appareil augmente en effet avec l'intensité de la source de chaleur.

Isaac Ott [1], pour ses recherches de calorimétrie sur l'homme, a employé un calorimètre à eau. Son appareil se compose d'un double cylindre, entouré d'un matelas de sciure de bois de six pouces d'épaisseur. La chambre intérieure, qui a six pieds sur deux, renferme un matelas sur lequel le sujet en expérience peut se coucher.

Des agitateurs permettent de remuer et d'égaliser par suite la température de l'eau du manchon. Enfin la ventilation est assurée par un passage de 5 à 6 000 litres d'air par heure. Le passage de cette masse d'air ne déterminerait, d'après les expériences faites, qu'un refroidissement de 1/1000 de degré Fahrenheit. M. Ott appartient encore à cette catégorie de savants anglais qui s'obstinent à employer uniquement des mesures anglaises, alors que tous les savants du monde entier ont adopté le système métrique. C'est ainsi que toutes ces données sont en « British heat unity (Br. H. U.) » correspondant à la quantité de chaleur nécessaire pour élever une livre anglaise d'eau de un degré Fahrenheit (3 96 Br. H. U. = 1 grande calorie). La lecture d'un mémoire écrit ainsi devient très aride.

L'appareil de Reichert [2] est très analogue aux précédents.

Enfin, M. Sigalas, en France, a utilisé le calorimètre à température constante de d'Arsonval.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE EXTÉRIEURE ET DU REFROIDISSEMENT

Il existe sur certains points des recherches calorimétriques quelques désaccords entre les auteurs, mais les résultats obtenus

1. I. Ott, « Human Calorimetry ». — *New-York medical Journal.* 30 mars et 13 juillet 1890.

2. E. T. Reichert, « Heat phenomena in normal Animals ». — *University medical Magazine*, Janv., fév., avril 1890.

sont généralement dans le même ordre, et les chiffres différents : influence du poids de l'animal, de la nourriture, etc. Il n'en est pas de même quand il s'agit de la corrélation qui existe entre la radiation calorique et la température extérieure.

M. Ch. Richet[1], dans son mémoire sur la calorimétrie, avait établi par de nombreuses expériences sur les lapins que la radiation calorique présente un maximum vers 14°. Avec le même appareil j'ai constaté également un optimum de radiation pour l'enfant vers 18°. Ces faits, ainsi que ces auteurs le remarquaient eux-mêmes, étaient en contradiction avec les résultats obtenus en étudiant l'activité des échanges respiratoires.

Or M. Fredericq arrivait à ce résultat, qu'il existait chez tous les animaux un minimum de radiation calorique, qu'il place pour l'homme vers 18°. Il est curieux de noter cette divergence absolue des auteurs : Langlois plaçant l'optimum pour l'homme vers 18°. Fredericq établissant à cette même température un minimum.

Or Sigalas[2], employant un appareil tout autre que le calorimètre à air, le calorimètre à température constante de d'Arsonval, est arrivé au même résultat que MM. Ch. Richet et Langlois : de 20° à 15° les calories dégagées augmentent, allant de $3^{c},5$ à $4^{c},9$[3]. Mais, à partir de 15°, la radiation calorique baisse rapidement : elle n'est plus que de $3^{c},1$ à 9°, de $2^{c},9$ à 7° (poids du lapin, $2^{kil},820$). Dans ces expériences, Sigalas disait en même temps qu'à l'aide de l'appareil de Jolyet et Regnard, l'oxygène absorbé, et suivant les faits connus, la quantité de gaz absorbé s'est élevée graduellement de $0^{lit},600$ à 20 ; elle atteignait 0,740 à 7°.

Notons que, étudiant également sur des canards et des poules, Sigalas n'a pu constater chez ces animaux un optimum, au moins entre 21 et 7°. Les calories dégagées vont en augmentant, comme les quantités d'oxygène absorbé.

Si les recherches de Sigalas sont venues confirmer les résultats obtenus par Richet, il en est tout autrement de celles d'Ansiaux faites au laboratoire de Fredericq avec un calorimètre à rayonnement. Opérant avec des cobayes, il a toujours trouvé un minimum de radiation calorique vers 25°, c'est-à-dire à la température correspondant au minimum de la production de CO^2 donné par Page et Fredericq.

1. Tous les chiffres sont ramenés au kilogramme d'animal.
2. Sigalas, *loc. cit.*, chap. III, § 3. *Influence de la température extérieure.*
3. Ansiaux, *loc. cit.*, p. 171.

Quant à Rosenthal[1], il s'est surtout attaché à étudier les modifications apportées à l'émission de chaleur par des changements brusques de température extérieure, oscillant de 5 à 15°. Quand l'animal passe d'une température basse à une température plus élevée, l'émission de calorique est augmentée. On constate, au contraire, une diminution quand la température du calorimètre est inférieure à celle de l'endroit où se trouvait l'animal avant l'expérience. Mais cette modification dans la thermogénèse ne serait que passagère, ne se manifestant que dans les deux premières heures.

Les recherches de Laulanié[2] sur les animaux refroidis rentrent dans ce groupe d'études. Ses expériences présentent cet avantage qu'il étudie simultanément la radiation calorique au moyen du calorimètre à air, l'absorption de l'oxygène et l'élimination de l'acide carbonique. Chez les animaux refroidis par une courte asphyxie, il observe que l'échauffement se produit rapidement, grâce à un double mécanisme : diminution considérable dans le rayonnement et accroissement des échanges respiratoires; la production de chaleur pouvant atteindre quatre fois l'émission enregistrée au calorimètre. Mais ici les faits peuvent s'expliquer, la chaleur produite étant utilisée pour échauffer les tissus de l'animal et les ramener au chiffre normal. Tel n'est pas le cas quand il s'agit du fait paradoxal résultant des observations de Ch. Richet, de Langlois, de Sigalas : augmentation des échanges respiratoires, diminution de la radiation, état d'équilibre de la température centrale. On ne peut émettre que deux hypothèses, toutes deux fort problématiques : les combinaisons chimiques qui se produisent dans l'animal et dans les mesures des échanges respiratoires, ne pouvant indiquer que le terme ultime, sont d'autant moins thermogènes que la température s'abaisse; ou bien, sous l'influence de l'abaissement de température, il y a production nouvelle d'énergies internes qui utilisent et absorbent l'excédent de calorique produit.

FIÈVRE.

Nous n'avons pas trouvé de nouvelles recherches sur la calorimétrie chez l'homme malade depuis notre travail. En ce qui con-

1. Rosenthal, « Calorimetrische Untersuchungen an Saugethieren ». — *Sitzungsber. d. Akad. der Wiss.* Berlin, 1890, xxi, p. 393.

2. Laulanié, « Faits pouvant servir à l'étude de la régulation de la température ». *Mémoires de la Société de biologie*, 1892, p. 127.

cerne la fièvre expérimentale, il existe peu de travaux. HENRIJEAN [1] a fait avec le calorimètre de D'ARSONVAL, type FREDERICQ, sur des lapins rendus fébricitants, des dosages de l'oxygène absorbé, qui, comme les mesures de la radiation calorimétrique, ont donné des résultats très variables : tantôt augmentation, tantôt diminution dans les échanges et dans la radiation.

SIGALAS [2] avec le calorimètre à température constante a trouvé une augmentation dans le rayonnement et dans l'absorption d'oxygène, sur des lapins ayant reçu des liquides septiques et dont la température rectale atteignait 41°. Malheureusement le nombre d'expériences qu'il indique dans son expérience est trop faible.

Nous avons étudié de nouveau cette question, en utilisant, comme HENRIJEAN, le bacille pyocyanique ou ses toxines [3].

Cette étude est loin d être achevée. Avec les cultures virulentes nous avons observé une diminution dans la radiation calorique, la température centrale de l'animal restant presque normale. Il se produit au début une légère augmentation; mais ensuite cette diminution est très sensible, beaucoup plus accentuée que l'abaissement de la température centrale observée. Il faut ajouter que dans ces expériences les lapins injectés n'ont jamais présenté d'hyperthermie réelle, qu'assez rapidement au contraire leur température est tombée au-dessous de la normale. Nous n'avons pu, en un mot, étudier la radiation de l'hyperthermie dans les conditions où les maladies fébriles mettent l'homme.

U. MOSSO [4], en injectant dans les veines du chien des cultures de *Staphylococcus aureus*, et en étudiant la radiation calorique avec l'appareil cité plus haut, a vu que, lorsque la température du rectum augmentait, la radiation à la surface du corps devenait également plus grande.

Les recherches calorimétriques de CH. RICHET ont montré que, dans les hyperthermies observées à la suite de la piqûre du cerveau, il y avait exagération dans la radiation. GIRARD, qui a particulièrement étudié la question des centres thermiques cérébraux, mais qui malheureusement n'a pas fait de déterminations calori-

1. F. HENRIJEAN, *Recherches sur la pathogénie de la fièvre,* in *Revue de médecine*, 10 nov. 1889.

2. SIGALAS, *loc. cit.*, p. 72.

3. CHARRIN ET LANGLOIS, « Modifications de la thermogénèse dans la maladie pyocyanique. » *Bull. de la Soc. de biologie*, 21 mai 1872.

4. U. MOSSO, *loc. cit.*, p. 23.

métriques, admettait tout d'abord que la diminution dans la déperdition du calorique est un facteur obligé de la caléfaction pathologique qui constitue la fièvre; et, comme ce facteur n'existait pas chez les animaux aux corps striés lésés, il voulait voir une distinction importante entre cette hyperthermie et la fièvre vraie.

L'étude faite par Rosenthal [1] de l'influence des injections de chloral rentre dans cette série de recherches. Il a vu la radiation calorique augmenter de 30 à 40 p. 100, chez des chiens chloralisés, et chez lesquels la température était tombée de 2° en une heure. Mais cette exagération dans la radiation ne correspond pas à une augmentation dans la production de calorique; bien au contraire, la thermogénèse est ralentie, ainsi que le montre la diminution des échanges respiratoires. L'excès de calorique observé doit donc venir uniquement des calories cédées par l'organisme pendant qu'il se refroidit; ce dont il est facile de se rendre compte, au moins approximativement, par le calcul.

Dans le tétanos expérimental déterminé par la strychnine, l'excitation de la moelle, ou encore par des injections du bacille de Nicolauer, il existerait toujours, d'après le même auteur, à la fois une augmentation dans la production de calorique et une diminution dans l'émission, ce qui expliquerait la rapidité avec laquelle la température centrale s'élève. La contraction du système vasculaire périphérique permet de se rendre compte de cette diminution dans la radiation.

A rapprocher des études sur le chloral, les résultats obtenus par Reichert [2], en donnant aux animaux de l'alcool, soit par la voie stomacale, soit en injection sous-cutanée (de 1 à 5 centimètres cubes par kilogramme d'animal). La quantité totale de chaleur produite n'est pas influencée par les injections d'alcool; mais l'émission dépasse la production, et c'est à cette exagération dans la radiation qu'il faut attribuer l'abaissement de la température observé.

Mais en 1888 [3], en même temps qu'il abandonne l'idée d'un centre thermogène unique et qu'il renonce à délimiter les centres multiples cérébraux et protubérentiels, il revient également sur

1. Rosenthal, « Calorimetrische Untersuchungen an Saugethieren » (*Berl. Akad. d. Wiss.*, 1890, p. 405.

2. Reichert, « The action of alcohol on animal heat functions », in *Therapeutic Gazette*, fév. 1890.

3. Girard, « Influence du cerveau sur la chaleur animale ». *Arch. de physiologie*, 1888, p. 312.

cette distinction entre l'hyperthermie expérimentale et la fièvre, et reconnaît que les différences sont moins tranchées, notamment en ce qui concerne la diminution dans le rayonnement.

Nous n'avons ici qu'à rappeler le travail d'Aronsohn et Sachs, antérieur à 1887 [1].

I. Ott[2], qui depuis 1884 a poursuivi cette question en utilisant un calorimètre à eau, est arrivé à déterminer un certain nombre de centres exerçant une action diverse sur la chaleur animale, et qu'il divise en trois groupes suivant leur fonction : les centres thermogéniques, les centres thermolytiques et les centres thermotaxiques.

Tandis que les centres vaso-moteurs, respiratoires, sudorifiques, ont surtout pour effet d'agir sur l'émission du calorique, et sont par conséquent thermolytiques, et que les centres médullaires présidant aux échanges interstitiels sont essentiellement thermogéniques, les centres cérébraux de Ott auraient surtout pour but de maintenir les rapports entre la production et la déperdition du calorique : ce sont donc des centres thermotaxiques, qui réagissent par l'intermédiaire des centres précités.

En considérant ces centres comme agissant uniquement sur les rapports entre la production et la déperdition de la chaleur, Ott peut expliquer comment la piqûre de ces centres détermine tantôt, — et c'est le cas le plus fréquent, — une élévation thermique, tantôt également, mais plus rarement, un abaissement de la température.

De là à une conception particulière du mécanisme de la fièvre il n'y a qu'un pas, et Ott le franchit sans hésiter. La fièvre, qu'elle soit produite par une action mécanique sur ces centres ou par des poisons septiques, est déterminée par une perturbation fonctionnelle dans les centres thermotaxiques qui amène une perturbation (*disorder*) dans les rapports entre la production et la déperdition du calorique. Enfin cette conclusion entraîne celle-ci, appuyée par des expériences calorimétriques, que les antipyrétiques n'agissent pas sur l'activité des échanges intérieurs, sur le métabolisme, mais directement sur les centres thermotaxiques, en leur permettant de récupérer leur pouvoir régulateur disparu à la suite d'une cause pathogène.

1. Aronsohn et Sachs, « Die Beziehungen des Gehirns zur Korperwärme und zum Fieber ». *Pfluger's Arch.*, 1885, p. 232.

2. I. Ott, « The heat centre in the brain » in *Journal of nervous and mental disease*, mars 1887. « The heat centre of the cortex cerebri and pons Varolii », *ibid.* fév. 1888.

INFLUENCE DE LA TAILLE

En ce qui concerne l'influence de la taille, les chiffres obtenus sont généralement confirmatifs de ceux donnés par Rosenthal, Ch. Richet, Rubner, etc. Rosenthal donne la formule suivante :

$$\eta = \alpha \omega \sqrt[3]{P^2}$$

dans laquelle α est une constante spéciale pour chaque animal, ω une constante dépendant de la structure du corps.

Les chiffres obtenus ainsi sont supérieurs à ceux de Senator et inférieurs à ceux de Dulong.

Le produit $\alpha\ \omega$, en prenant les déterminations de Rubner, de 56,52 pour un homme à jeun, se rapprochent ainsi de celui du chien en digestion. Chez l'homme, après un bon repas, $\alpha\ \omega$, qu'il désigne aussi sous la lettre A = 60.

Un homme de 70 kilogrammes donnerait en 24 heures 2446 calories.

Il faut dire que Reichert [1], qui a fait porter ses expériences sur 55 chiens différents pesant de 5 à 16 kilogrammes, n'a point trouvé que la production de chaleur était proportionnelle à la racine cubique du carré du poids, du corps $\sqrt[3]{P^2}$, et il reproche à Rosenthal d'appuyer sa formule sur un trop petit nombre d'expériences.

Sigalas [2], après avoir confirmé les résultats obtenus, a noté un fait intéressant. Étudiant simultanément la production de chaleur et la quantité d'oxygène absorbée chez des lapins de tailles très différentes, il a vu que les quantités d'oxygène absorbé ne varient pas proportionnellement aux calories dégagées, la différence étant beaucoup plus marquée pour l'absorption d'oxygène.

1. Reichert, « Heat phenomena in normal Animal », in *University medical Magazine,* janvier, avril 1890.

2. Sigalas, *loc. cit.*, p. 58.

XII

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR

LA MORT PAR HYPERTHERMIE

ET SUR

L'ACTION COMBINÉE DU CHLORAL ET DE LA CHALEUR

Par M. Rallière.

Cl. Bernard a montré que les animaux à sang chaud succombent très rapidement et constamment quand leur température centrale dépasse de cinq degrés son chiffre normal ; entre cette limite extrême d'élévation thermique à laquelle la mort survient subitement et la chaleur physiologique, nécessaire aux fonctions de la vie, il existe une série d'états hyperthermiques intermédiaires dont l'influence sur l'organisme n'a pas encore été étudiée ; il nous a paru intéressant de tâcher de déterminer les dangers de ces divers degrés d'hyperthermie et de voir combien de temps un animal peut supporter impunément une température propre élevée artificiellement de 3°, de 4° et même de 5° au-dessus de sa température ordinaire.

La plupart de nos expériences ont été faites sur le chien; pour que les résultats en fussent comparables, il était nécessaire d'opérer sur des animaux de même espèce. Nous aurions voulu en faire quelques autres et répéter encore celles déjà faites, le temps nous a manqué pour les entreprendre; nous croyons toutefois que celles que nous rapportons montreront suffisamment combien l'élément *durée* de l'état hyperthermique est important à considérer à côté de l'élément *température* dans la mort par hyperthermie.

Dans une deuxième série d'expériences, nous avons étudié l'action combinée du chloral et de la chaleur, et nous avons pu constater que des animaux chloralisés, et portés ensuite à des températures non mortelles, succombaient cependant, alors qu'ils auraient survécu, s'ils n'avaient pas reçu de chloral.

I

Historique.

Nous le commencerons seulement à Cl. Bernard; pour les travaux antérieurs nous renvoyons aux leçons de l'éminent physiologiste sur la chaleur animale[1] et au dernier mémoire de Vallin[2]; si nous écourtons ainsi une analyse qui ne serait pas dépourvue d'intérêt, c'est qu'il n'existe, à notre connaissance, dans les différentes publications sur la mort par hyperthermie, aucune indication spéciale se rapportant immédiatement aux deux points particuliers du sujet que nous abordons; nous en exceptons l'influence du chloral sur les animaux surchauffés, qui a été déjà signalée par Ch. Richet[3], et que nos expériences confirment entièrement.

1. Cl. Bernard. « Influence de la chaleur sur les animaux. » (*Revue scientifique*), 1871, pp. 132 et 182.
2. Vallin. *Archives de médecine*, VIe série, 1872, p. 75.
3. Ch. Richet. *Bull. de la Soc. de biol.*, séance du 9 août 1884, p. 550.

Cl. Bernard a fait périr un grand nombre d'animaux par la chaleur; les résultats de ses expériences sont exposés dans ses leçons sur la chaleur animale et résumés sous forme de propositions qu'il nous suffira de citer :

1° Les animaux ne peuvent vivre indéfiniment dans un milieu dont la température est plus élevée que celle de leur corps;

2° La mort survient d'autant plus rapidement que l'animal offre une masse moins grande ;

3° A masse égale les animaux meurent d'autant plus vite que la température est plus élevée;

4° La chaleur humide est beaucoup plus rapidement mortelle que la chaleur sèche; mais les animaux augmentent toujours de la même température;

5° Les mammifères meurent vers 44°-45°; les oiseaux, dont la température normale est de 45° environ, expirent lorsqu'ils ont atteint 48°-50.

6° Quel que soit le mode d'administration de la chaleur, l'animal meurt lorsqu'il arrive à une limite fixe de température de 4 ou 5 degrés plus élevée que sa température normale.

7° La mort est due à l'arrêt du ventricule gauche dont la chaleur coagule les fibres musculaires.

8° Chez les animaux à sang froid, la limite de température mortelle paraît être de 37°-39°.

A la même époque, paraissait un travail fort remarquable de Vallin[1], sur les causes de la mort dans l'hyperthermie; Vallin a fait deux séries d'expériences : les unes sur l'échauffement général et progressif de l'organisme, les autres sur l'application locale de la chaleur. Les animaux qui ont servi aux premières étaient, soit placés dans une étuve (à 43° en moyenne), soit surtout exposés au soleil, en été; ils succombaient aux températures extrêmes déjà signalées (44°-45°); chez les animaux du second groupe, les centres nerveux

1. Vallin « Rech. expér. sur les accidents prod. par la chaleur. » *Arch. gén. de méd.*, VIe série, t. XV, p. 129, 1870; 1871, p. 727; 1882, p. 75.

étaient seuls surchauffés, et la mort, plus lente à se produire, et non fatale comme dans les cas précédents, ne survenait qu'à 41°,50 ; les symptômes qu'amène l'élévation de la température et les lésions de l'autopsie sont notés avec beaucoup de soin ; Vallin y joint plusieurs analyses des gaz du sang : puis il expose et critique longuement les travaux de ses prédécesseurs, et, après avoir discuté les nombreuses et parfois singulières théories émises avant lui, arrive aux conclusions suivantes : « Il semble qu'on peut désormais ranger tous les cas en deux catégories ; dans les uns, l'échauffement est général, rapide, la température du sang s'élève à 45°, et la mort a lieu par la coagulation du ventricule gauche ; dans les autres, où l'échauffement est plus lent et porte surtout sur les centres nerveux, la température du sang ne s'élève que faiblement, et la mort semble reconnaître pour cause un trouble profond de l'innervation et consécutivement l'arrêt du cœur dans le relâchement, comme après l'excitation du pneumogastrique ».

P. Bert[1] a constaté que chez les infusoires la température incompatible avec la vie oscille entre 36° et 40° C. ; il est arrivé à ce résultat à l'aide d'un procédé ingénieux qui consiste à introduire dans le rectum d'un animal à sang chaud, d'un chien par exemple, un tube de verre contenant un certain nombre de ces animaux.

Rosenthal[2] a remarqué que, chez un animal retiré à temps d'un milieu surchauffé et abandonné ensuite à la température habituelle du laboratoire, la température tombe à 36° et au-dessous et demeure basse pendant plusieurs jours.

Je signalerai l'excellente thèse de Doré[3], reprenant des expériences faites par Max Runge[4], et étudiant l'action de l'hyperthermie sur les femelles en gestation.

1. P. Bert. *Revue scientifique*, 1872, 2e série, t. II, p. 1196.

2. Rosenthal. « Des refroidissements. » *Revue scient.*, 1872, 2e série, t. I, p. 592.

3. Doré. *Influence de l'hyperthermie sur les femelles en gestation.* Thèse de Paris, 1883.

4. Max Runge. *Archiv für Gynæk.*, t. XXV. fasc. I, 1877.

En 1882, Jolyet et Lagrolet[1], recueillant les tracés graphiques des mouvements respiratoires et cardiaques chez des animaux échauffés progressivement et constamment jusqu'à ce que la mort survînt, ont vu le cœur s'arrêter après la respiration; ils en conclurent que la mort n'est pas due à l'arrêt primitif du cœur, comme l'avaient pensé Cl. Bernard et Vallin.

En 1884, Ch. Richet[2] commençait la série de leçons qu'il a faites sur la chaleur animale, et dans lesquelles il a étudié l'état fébrile, l'hyperthermie proprement dite et le refroidissement; dans ses nombreuses recherches d'hyperthermie expérimentale, Ch. Richet a insisté principalement sur le rôle de la respiration chez les animaux surchauffés; il a décrit la polypnée thermique chez le chien, et montré qu'elle pouvait avoir une double origine : une simple excitation cutanée par les rayons caloriques sans élévation de la température propre de l'animal (polypnée réflexe); un échauffement des centres nerveux dû à l'exagération de la température intérieure (polypnée centrale); celle-ci apparaît vers 41°,50. La polypnée est impérieuse, involontaire, fatale : indépendante de la fonction respiratoire proprement dite, qui sert aux échanges gazeux entre le sang et l'air extérieur, elle n'a d'autre but que d'entraîner la réfrigération par exhalation de vapeur d'eau; un excès d'acide carbonique dans le sang, loin de la favoriser, l'empêche; elle est produite par le besoin non de respirer, mais de se refroidir, et, pour qu'elle soit complète, la pression à l'inspiration et à l'expiration doit être nulle. Cette action hypothermisante de la respiration est commandée par le bulbe rachidien qui devient ainsi le centre d'une fonction nouvelle, régularisation de la température par la respiration.

1. Jolyet et Lagrolet, *Gaz. hebd. des sc. méd. de Bordeaux*, 1882, p. 139.

2. Ch. Richet. « Leçons sur la chaleur animale. » (*Revue scient.*, 1884, 2e s., pp. 141 et 298); 1885, 1re s., pp. 202, 424, 620; 2e s., p. 448; 1886, 1re s., pp. 10, 44, 75; 2e s., 161; 1887, 2e s., pp. 353 et 531). « Nouvelle fonction du bulbe rachidien. Régularisation de la température par la respiration. » *Arch. de physiologie*, 1888, pp. 192-211 et 292-311, et dans ce volume un des mémoires suivants.

Ch. Richet[1] a en outre appelé le premier l'attention sur les effets toxiques du chloral combiné à la chaleur et montré que des températures très élevées peuvent n'être pas mortelles, si, dès qu'elles sont atteintes, on laisse l'animal se refroidir de lui-même ou si on le refroidit artificiellement.

Bonnal[2] a étudié les troubles physiologiques produits par la chaleur sèche et humide; comme ses expériences ont été faites exclusivement sur l'homme, nous en résumerons les conclusions, quelque contestables que certaines d'entre elles nous paraissent :

1° La vie est possible dans un milieu dont la température est plus élevée que celle de l'homme; la tolérance est plus grande dans un milieu sec que dans un milieu humide;

2° Un séjour dans ces milieux à température supérieure à celle de l'homme, amène constamment une perte de poids; celle-ci est en rapport direct avec la température et la durée du séjour; elle est du reste récupérée après un intervalle de 24 heures;

3° Les troubles physiologiques, plus intenses dans un milieu saturé, sont en rapport avec la température et la durée du séjour; ils apparaissent avant que l'hyperthermie soit établie, et commencent soit par la gêne de la respiration, soit par l'accélération du pouls;

4° Le rôle de l'évaporation cutanée dans la résistance aux hautes températures paraît être à peu près nul (?) La mort est due à une lésion du système nerveux grand sympathique.

Il nous reste à parler d'un travail expérimental de Vincent[3], dans lequel l'auteur a mis en œuvre toutes les ressources actuelles d'investigation pour expliquer la mort dans l'hyperthermie; il a discuté les opinions de ses prédécesseurs, répété leurs expériences, et il en a fait lui-même un assez grand nombre

1. Ch. Richét. *Bull. de la Soc. de biol.*, 9 août 1884, p. 548; 31 juillet 1886, p. 397.

2. Bonnal. *Revue scientifique*, 1887, 2e s., p. 89.

3. Vincent. *Recherches exp. sur l'hyperth. et la cause de la mort dans celle-ci*, Thèse de Bordeaux, 1887.

de nouvelles. En prenant simultanément les tracés de la pression vasculaire, des mouvements respiratoires et cardiaques, il a constaté que la respiration s'arrêtait avant le cœur; il a observé et décrit avec précision les symptômes de l'hyperthermie, fait quelques analyses des gaz du sang et de la respiration, soumis à l'examen microscopique les organes et les tissus des animaux qui avaient succombé. Ne trouvant aucune modification, soit histologique, soit chimique, capable d'expliquer la mort, il a rattaché celle-ci à une auto-intoxication de l'organisme; par des inoculations sur des animaux sains, il a montré, en effet, que le sang, les viscères, la pulpe cérébrale et le bulbe des animaux morts à une haute température renfermaient des principes très toxiques.

Nous n'avons pas à donner ici notre opinion personnelle sur le mécanisme de la mort dans l'hyperthermie; nous serions du reste fort embarrassé pour le faire; nous nous bornerons à dire que, si la théorie de Vincent semble la plus acceptable dans l'état actuel de la science, elle n'est pas à l'abri de tout reproche; Vincent n'a enlevé qu'après la mort les organes qui ont servi à ses inoculations; or, chez les animaux qui succombent en hyperthermie, les phénomènes cadavériques, la rigidité, la putréfaction, sont très précoces et quelquefois immédiats; peut-être les produits toxiques trouvés par l'auteur sont-ils dus simplement à un commencement de décomposition des éléments de l'organisme; il eût été très important de savoir si les mêmes organes, alors que l'animal, encore vivant, était à une température très élevée, 45°, par exemple, avaient le même pouvoir toxique.

Nous avons réuni, dans le tableau A, les températures rectales notées au moment de la mort chez les animaux surchauffés; ce tableau ne figure dans aucun ouvrage et représente les diverses observations que nous avons pu recueillir; en prenant, pour chaque espèce animale, la moyenne des températures signalées dans chaque cas particulier, on arrive

TABLEAU A

Des températures centrales, immédiatement mortelles.

AUTEURS.	MAMMIFÈRES.	TEMPÉRATURES.	AUTEURS.	MAMMIFÈRES.	TEMPÉRATURES.
		degrés.			degrés.
Delaroche[1].	Chien.	45	Vallin.	Lapin.	45,6
—	Lapin.	45,6	—	—	44,6
—	Cochon d'Inde.	44,4	—	Chien.	45,4
—	—	45,5	—	—	45,3
Magendie[2].	Lapin.	45	—	—	45,2
—	Cochon d'Inde.	46	—	—	45,6
Cl. Bernard[3].	—	44	Ch. Richet[5].	Chien.	44,5
—	—	45	—	—	45,3
—	Lapin.	44	—	—	44,5
—	—	44,5	Vincent[6].	Chien.	45,6
—	—	44	—	—	43,3
—	—	44	—	—	45,4
—	—	44	—	—	44,5
—	—	44	—	—	45
—	—	45	—	—	45,1
—	—	45	—	—	44,4
—	—	44	—	Lapin.	44
—	—	46	—	—	44,8
—	—	45	—	—	45,2
—	—	44,5	Exp. personn.	Chien.	45,65
—	—	43	—	—	45,80
—	—	44,5			
—	—	45	OISEAUX		
—	—	44			
—	Chien.	45	Delaroche.	Coq.	48,3
—	—	45	—	Pie.	48
—	—	44	—	Moineau.	50
—	—	44,5	—	Pigeon.	48,5
Vallin[4].	Lapin.	44,2	Cl. Bernard.	—	48
—	—	46,1	—	—	47,5

1. Delaroche, *Thèse de Paris*, 1806, p. 20 et suiv.
2. Magendie, *Union médicale*, 1850, t. IV, p. 183.
3. Cl. Bernard, *Loc. cit.*, p. 182 et suiv.
4. Vallin, *Arch. gén. de méd.*, 6e série, t. XV, p. 129, 1870.
5. Ch. Richet, *Physiologie des muscles et des nerfs*. Paris, 1882, p. 390 et 391.
6. Vincent, *Th. Bordeaux*, 1887, p. 70-79.

assez exactement aux chiffres indiqués par Cl. Bernard ; chez les mammifères, la limite d'ascension thermique est de 45° ; chez les oiseaux, elle est de 48°,40 ; nous verrons plus tard que ces conclusions sont trop absolues ; nous ferons remarquer seulement que, chez le lapin, la mort paraît survenir plus rapidement que chez les autres mammifères et que les cas de mort à 44° sont très communs chez cet animal ; nous devons dire en outre que certains états physiologiques passagers semblent diminuer la résistance des animaux à l'hyperthermie ; Doré[1] a vu, chez des femelles de cobayes pleines, la mort survenir à 43°,8 ; peut-être la lactation est-elle aussi, comme la gestation, une cause de moindre résistance, mais aucune expérience n'a encore été faite sur ce sujet (voyez plus loin chapitre II).

II

Méthode d'expérimentation.

Le procédé que nous avons surtout employé pour produire l'hyperthermie est basé sur la propriété que possède le muscle de faire de la chaleur en se contractant ; il consiste à électriser un animal par des courants d'induction forts et fréquents qui, passant à travers tout le corps, produisent un véritable tétanos électrique ; ce tétanos électrique, absolument semblable au tétanos strychnique ou au tétanos traumatique, amène une ascension rapide et énorme de la température ; en moins de trente minutes, on peut observer une élévation de cinq degrés au-dessus de la normale ; de plus, sans déplacer l'animal, il est très facile de le maintenir à une température déterminée ; il suffit d'arrêter et de reprendre l'électrisation selon le besoin ; par le séjour dans l'étuve ou l'expo-

1. Doré. *Influence de l'hyperthermie sur les femelles en gestation.* Thèse, Paris, 1883, pp. 19-23.

sition au soleil, un pareil résultat est impossible à obtenir.

L'enveloppement dans l'ouate, la muselière, sont aussi des moyens très simples d'échauffer les animaux ou de retarder leur refroidissement; nous les avons utilisés dans la plupart de nos expériences, soit seuls, soit de concert avec les courants induits.

Dans nos recherches sur l'action combinée du chloral et de la chaleur, nous nous sommes servi des bains chauds, ne pouvant, à cause de la résolution musculaire qu'amène le chloral, avoir recours à l'électrisation.

Enfin nous devons dire que les accidents qui surviennent à la suite de l'électrisation générale du corps dépendent uniquement de l'hyperthermie. Si, par un moyen quelconque, on empêche celle-ci de se produire, la vie des animaux n'est nullement en danger; Ch. Richet[1], à qui nous empruntons ces faits, a montré qu'un chien, électrisé pendant deux heures par des courants extrêmement forts, mais en même temps plongé dans l'eau, de manière à empêcher l'élévation de la température, ne présentait d'autre symptôme qu'une fatigue passagère, survivait et pouvait le lendemain servir à d'autres expériences; or nous n'avons jamais prolongé l'électrisation au delà de 75 minutes, sauf dans un seul cas où elle a duré 1 h. 30.

Toutes nos températures ont été prises dans le rectum au moyen d'un thermomètre coudé, très sensible, marquant les vingtièmes de degré, et maintenu en place pendant toute la durée de l'expérience.

A. — *Influence de l'intensité de la température centrale.*

Expérience I. — (28 *mars* 1888.)

Chien jeune, vigoureux, de forte taille, pesant $17^{kil},430$; muselé et attaché à 2 h. 10 : l'animal gémit et s'agite.

A 2 h. 15 T. $= 40^{\circ},65$; Resp. $= 24$

1. Ch. Richet. *Physiologie des muscles et des nerfs.* Paris, 1882, p. 393.

A 2 h. 35, on commence l'électrisation; elle est continuée pendant 38 minutes jusqu'à 3 h. 13; voici la marche de la température :

heures.	degrés.	
2,40.	41,40	Polypnée. Forte salivation.
2,45.	41,75	
2,50.	42	
2,55.	42,50	
3	43	
3,05.	43,75	
3,10.	44,25	
3,14.	44,90	

A ce moment on arrête le courant, et on enlève la muselière, l'animal se refroidit assez rapidement.

heures.	degrés.
3,22.	44,10
3,31	43
3,42	42
4	41
4,24	40
4,26	39,80

L'animal est détaché et mis à terre; il paraît très fatigué et se tient difficilement sur ses pattes postérieures, qui traînent dans la marche et fléchissent quand il veut les appuyer sur le sol. Il est pesé immédiatement; son poids n'est plus que de 17 kilogrammes, la perte est donc de 430 grammes; comme il n'a rendu qu'une très faible quantité d'urine et de matières fécales, cette diminution de poids est due surtout à la salivation, qui a été très abondante, et à l'évaporation pulmonaire. Aussitôt pesé, le chien, laissé libre, se couche; il refuse de manger; mais boit volontiers un peu d'eau fraîche.

29 mars. — Dans la nuit, l'animal a eu de la diarrhée sanguinolente; il n'aboie pas comme il en a l'habitude; cependant il paraît bien portant; il est gai, caressant, et marche sans peine; on ne fait pas plier son train postérieur, hier parésié, en pressant fortement sur ses reins.

T. = 39°,05; Resp. = 24; Poids = 17 kil.

Au repas du soir, le chien a mangé comme à l'ordinaire. Les jours suivants, il n'a présenté aucun phénomène morbide; il a servi à plusieurs autres expériences; un mois plus tard il était encore en vie.

Expérience II. — (7 *avril* 1888.)

Chien jeune, vigoureux, de forte taille; poids = 16^{kil},600; T. = 40°,20; R. = 24.

Muselé, attaché et enveloppé dans l'ouate à 2 h. 15; l'animal est électrisé à 2 h. 20: il s'agite et pousse des hurlements plaintifs: sa température est portée en 70 minutes à 45°,40; à ce moment (3 h. 28) l'ouate est enlevée promptement; le chien démuselé et détaché est refroidi immédiatement par des affusions froides; à 3 h. 45 la température est redevenue normale (39°,40).

L'animal ne présente aucun phénomène convulsif; mais il est exténué, immobile, couché, et il semble indifférent à ce qui se passe autour de lui.

A 4 heures, il se lève et tente de marcher; il s'avance péniblement, sans assurance, et comme ivre, oscillant à droite et à gauche; son train postérieur est très faible; puis il se recouche et, après un instant de repos, il se remet encore sur ses pattes et fait quelques pas; il répète plusieurs fois le même manège, comme pour essayer ses forces.

A 4 h. 20, c'est-à-dire une heure environ après avoir été refroidi, l'animal paraît remis de sa fatigue et de sa torpeur; il court en tous sens dans le laboratoire; il est gai et vient en remuant la queue quand on l'appelle.

Au repas de 5 heures il mange avec autant d'appétit qu'à l'ordinaire.

Le 8 avril. Chien vivant; dans la nuit une selle diarrhéique avec du sang; l'animal paraît bien portant; il est gai, caressant et tire fortement sur sa chaîne pour s'échapper; T. = 39°,25.

Ce chien a survécu sans présenter d'autre accident que l'hémorrhagie intestinale déjà signalée et qui ne s'est pas reproduite; il a été utilisé pour d'autres expériences.

Expérience III. — (19 *avril.*)

Chien adulte, de taille moyenne, vigoureux, pesant 13^{kil},800.

Attaché, muselé et recouvert entièrement d'ouate à 3 h. 10; T. = 40°,10; R. = 26. Électrisé de 3 h. 20 à 3 h. 49; sa température est portée à 45°, 65; à ce moment l'animal est démuselé, débarrassé de l'ouate et refroidi immédiatement avec de l'eau à 12° qu'on fait couler au moyen d'un tube en caoutchouc sur toute la surface du corps.

A 4 h. 10 la polypnée a cessé et la température est revenue à son chiffre normal (39°,75); l'animal extrêmement fatigué est immobile; il gémit et se plaint; par moments, un tremblement généralisé peu intense; ses membres restent allongés dans la position qu'ils avaient pendant l'expérience; lorsqu'on essaye de les plier, le chien se met aussitôt à aboyer fortement et à pousser des gémissements aigus, témoignant ainsi de la douleur qu'éveille cette manœuvre.

heures.	degrés.
4,35	T. = 37,25; R. = 12
4,50	T. = 35,80; R. = 12

Le chien tremble de tous ses membres; il continue à se plaindre, ıais moins vivement; le moindre bruit fait autour de lui provoque des ris plaintifs et une grande agitation.

A 5 h. 40, l'animal, qui jusque-là était resté immobile comme une ıasse inerte, essaye de marcher; il se tient assez facilement sur ses mem-res antérieurs, mais son arrière-train semble paralysé et traîne sur le ol; T. = 32°.

20 avril. — Ce chien a succombé dans la nuit; l'autopsie, en dehors es lésions ordinaires qu'on trouve chez les animaux morts par hyper-ıermie (congestion générale des viscères, hémorrhagies intestinales, ureté du ventricule gauche, noyaux hémorrhagiques dans les poumons), révélé, comme une particularité, une augmentation du liquide sous-rachnoïdien qui avait d'ailleurs son aspect normal et sans trace d'inflam-ıation des méninges.

Expérience IV. — (7 *mai* 1888.)

Chien adulte, de taille moyenne, pesant 10 kil.; T. = 39°,25, . = 24; muselé, attaché et enveloppé dans l'ouate à 10 h. 20; Électrisé de 10 h. 35 à 11 h. 55.

heures.	degrés.	
10,40. . .	T. = 40	L'animal s'agite violemment.
10,45. . .	40,50.	
10,50. . .	41	Polypnée.
11	41,75.	Animal très tranquille ; ne songe qu'à respirer.
11,15. . .	43	R. = 180.
11,25. . .	44	
11,40. . .	45	Grande agitation.
11,50. . .	45,50.	R. = 76 ; plus tranquille, quoique très inquiet.
11,58. . .	45,80.	R. = 40; quelques convulsions.
12	45,80.	Légère attaque clonique et mort.
12,10. . .	46	

Le thermomètre, vingt minutes après la mort, marquait encore 45°. n'est pas monté au-dessus de 46°.

Autopsie pratiquée le même jour, à 3 h. 30 de l'après-midi.

Cerveau. Méninges légèrement hyperhémiées; rien de particulier à la oupe des hémisphères et du bulbe.

Cœur. De volume normal; pas de liquide dans le péricarde; ventri-ıle gauche d'une dureté ligneuse, vide; ventricule droit et oreillettes asques et remplis de sang excessivement noir; veines caves gorgées de ang également très noir.

Poumons. Quelques fines taches ecchymotiques sous les plèvres; parenchyme très congestionné; diaphragme parfaitement souple.

Intestins. Hémorrhagie intestinale considérable et nombreuses ecchymoses sous-péritonéales, à l'insertion du mésentère sur l'intestin.

Vessie, pleine d'un liquide jaune citrin, ne contenant pas d'albumine.

Foie et reins très congestionnés.

Expérience V. — (20 *avril* 1888).

Gros canard, fortement musclé, attaché à 3 h. 5; T. 42°,30; R. = 32. Électrisé de 3 h. 12 à 4 h. 26.

heures.	degrés.	
3,20.	T. = 42,50.	L'animal cherche par de violents efforts à se dégager.
3,40.	42,75.	R. = 40.
3,50.	42,85.	R. = 60. On augmente la force du courant.
4.	43,65.	R. = 160. Polypnée tr. nette[1].
4,10.	44,35.	R. = 180.
4,20.	45,50.	
4,26.	46	R. = 180. Arrêt du courant.

On laisse le canard se refroidir de lui-même par la polypnée.

heures.	degrés.	
4,30.	T. = 45,45.	Quelques secousses cloniques.
4,50.	43	R. = 168.
5.	42	R. = 120.
5,15.	41,25.	R. = 28.

Le canard est détaché et déposé à terre; il lui est impossible de se mouvoir; on a beau l'exciter, lui faire peur, il ne bouge pas; à 6 heures, il est encore à la même place; il tente cependant de se tenir sur ses pattes, mais il ne peut y parvenir.

Il refuse de manger, mais s'empresse de boire.

21 avril. Animal bien portant, n'a pas rendu de sang par l'anus. Les jours suivants il n'a rien présenté de particulier.

Expérience VI (30 avril).

Même canard, T. = 42°,30; R. = 28; attaché à 2 h. de l'après-midi, électrisé de 2 h. à 2 h. 58.

1. La polypnée n'a pas été encore, je crois, signalée chez le canard; mais Delaroche et Cl. Bernard l'ont déjà observée chez les oiseaux qu'ils ont échauffés, et dont la respiration, disent-ils, était haletante.

heures.	degrés.		
2, 5.	43,10	R. = 28.	
2,15.	43,45	R. = 28.	On augmente l'intensité du courant.
2,25.	43,80	R. = 140.	Polypnée établie.
2,35.	44,30	R. = 172.	
2,45.	45,10	R. = 180.	
2,55.	46,35	=	Grande agitation.
2,58.	46,65	=	Arrêt du courant.

L'animal se refroidit assez rapidement.

heures.	degrés.	
3, 3.	46,10	R. = 160
3,10.	45,20	
3,20.	44	
3,30.	43	
3,40.	42,35	R. = 120
3,52.	41,85	R. = 64

L'animal, détaché, peut marcher, mais avec difficulté; si on le laisse tranquille, il reste à la même place et se repose; il boit abondamment, et ne veut pas manger; il rejette ensuite la plus grande partie de l'eau qu'il vient d'absorber.

A 4 h. 30, il semble remis de sa fatigue ; on ne remarque qu'un peu de faiblesse dans la patte droite à laquelle était fixée une des bornes du courant.

Ce canard a survécu, sans offrir aucun accident ; il n'a eu ni diarrhée, ni hémorrhagie intestinale.

Expérience VII (3 décembre 1887). Communiquée par M. P. Langlois; inédite, résumée.

Chien pesant 19 kil., chez lequel on provoque des convulsions cloniques par des injections intra-veineuses de cocaïne ; la température en 55 minutes monte à 45° ; à ce moment l'animal est refroidi ; il est resté pendant 17 minutes au-dessus de 44° et 5 minutes à 45° ; il a survécu.

Expérience VIII (20 octobre 1887), communiquée par M. P. Langlois; inédite, résumée.

Analogue à la précédente; température atteinte : 44°,75; le chien est resté 15 minutes seulement au dessus de 44° ; on ne sait pas s'il a survécu plusieurs jours, mais il est revenu à sa température normale, et n'est pas mort assurément en hyperthermie.

TABLEAU B

RÉSUMANT LES EXPÉRIENCES DU CHAPITRE PREMIER

AUTEURS.	ANIMAUX MAMMIFÈRES.	TEMPÉRATURE ATTEINTE.	TEMPS A 44° ou au-dessus.	TEMPS A 45° ou au-dessus.	INDICATIONS BIBLIOGRAPHIQUES.
Températures centrales, très élevées, avec survie[1].					
		degrés.	minutes.	minutes.	
Delaroche..	Anon	43,75	»	»	Thèse de Paris, 1806, p. 26.
Ch. Richet.	Chien	43,7	»	»	Bull. de la Soc. de Biol., 9 août 1884, p. 550.
—	—	43,5	»	»	—
—	—	43,4	»	»	—
—	—	44,75	»	»	Bull. de la Soc. de Biol., 31 juill. 1886, p. 397.
—	—	44,35	»	»	Inédite.
—	—	44	»	»	—
P.Langlois.	Chien	45	17	5	Inédite. Exp. VII.
—	—	44,75	15	»	Inédite. Exp. VIII.
Personnelle	Chien	44,90	18	»	Exp. I.
—	—	45,40	18	8	Exp. II.

AUTEURS.	OISEAUX.	TEMPÉRATURE ATTEINTE.	TEMPS A 45° ou au-dessus.	TEMPS A 46° ou au-dessus.	OBSERVATIONS.
			minutes.	minutes.	
P.Langlois.	Poule	43,4	»	»	»
Personnelle	Canard	46	20	4	Exp. V.
—	—	46,65	30	11	Exp. VI.

Températures mortelles, soit immédiatement, soit à bref délai

AUTEURS.	ANIMAUX MAMMIFÈRES.	TEMPÉRATURE ATTEINTE.	TEMPS A 44° ou au-dessus.	TEMPS A 45° ou au-dessus.	OBSERVATIONS.
			minutes.	minutes.	
Personnelle	Chien	45,65	16	9	Exp. III (Mort dans la nuit qui a suivi l'expér.).
—	—	45,85	35	20	Exp. IV (Mort immédiate).

1. La température normale du chien est de 39°,25, et celle du canard, 42°.30.

Expérience IX (inédite, due également à M. P. Langlois).

Poule blanche, mise dans l'étuve à 38°, à 3 h. 15; à 4 h. T. = 45° 4; retirée à ce moment, elle paraît hébétée et se tient difficilement sur ses jambes; à 4 h. 25, 43°. L'animal a repris sa température normale et a survécu.

Expériences X, XI, XII, XIII, XIV et XV (Ch. Richet) [1].

M. Ch. Richet a conservé vivants trois chiens, portés l'un à 43°,7, le second à 43°,5, le troisième à 43°,4; deux autres chiens, portés l'un à 44°,35, l'autre à 44°, se sont refroidis et ont survécu. (Ces deux dernières observations sont inédites.) Enfin un autre chien, porté à 44°,75, et n'étant resté que 13 minutes au-dessus de 43°, a également survécu [2].

Les résultats de ces expériences diffèrent dans une certaine mesure de ceux que rapportent les auteurs. Cl. Bernard dit que les mammifères succombent constamment à 45°; Vallin et Rosenthal soutiennent la même opinion; Rosenthal [3] ajoute qu'une température de 44° est toujours très dangereuse et devient rapidement mortelle; on peut voir par les chiffres que nous donnons qu'un chien peut survivre à une température de 45° (exp. I et VII) et même de 45°,40 (exp. II). Les exemples de survie à une température de 44° et au-dessus ne sont pas très rares, et nous en citons un certain nombre; on peut dire qu'ils seraient la règle, si l'on arrêtait à ce degré l'élévation thermique; on a constaté d'ailleurs, chez l'homme, dans le coup de chaleur, des cas de guérison à la suite d'hyperthermie très intense, dépassant de 5° et même 6° la température normale : 43°,6 (Atzembach) [4]; 42°,8 (Seguin) [5]; 42°,6 (Ransam) [6]; 41°,66 (S. Smith) [7]. La résistance de l'homme à

1. Ch. Richet. *Bull. de la Soc. de biol.*, 9 août 1884, p. 550.
2. Ch. Richet. *Bull. de la Soc. de biol.*, 31 juillet 1886, p. 397.
3. Rosenthal. « Thierische Wärme. » (*Hermann's Handbuch der Phys.*, IV, 2e p., chap. III, p. 328).
4. Atzembach. Cité par Seguin. *Medical thermometry*, p. 64.
5. Seguin. *Medical thermometry*, p. 64.
6. Ransam. *The Lancet*, 1878, 21 sept. Cité par Longuet. *Union médicale*, 1882, t. XXXIV, p. 269.
7. Smith (S.). *Lancet*, London, 1876, 2e sem., p. 153.

l'hyperthermie ne paraît donc pas inférieure à celle des animaux[1].

Ce sont les oiseaux, parmi les animaux à sang chaud, qui supportent les plus hautes températures (45°,4, 46°, 46°,65); les animaux à sang froid (grenouilles, infusoires) succombent à 37°-40°; c'est chez eux qu'on peut provoquer les plus grandes oscillations thermiques sans amener la mort, 0°-37° (Cl. Bernard, P. Bert, *loc. cit.*).

A 100°, des germes vivants et secs (ceux du lait, par exemple) peuvent résister plusieurs heures, et, retirés ensuite, être capables de produire des fermentations; les spores typhiques ne sont pas détruites par une température de 90°[2] et certaines plantes, les sulfuraires, vivent encore à 73° (observation faite à Luchon par M. Ch. Richet); la limite de température incompatible avec la vie est donc très variable chez les différents êtres.

Les animaux qui ont été ainsi surchauffés, et qui ne succombent pas, présentent, avant le retour complet à la santé, quelques accidents dont le plus constant est l'hémorrhagie intestinale. Celle-ci est d'ordinaire légère et unique; elle apparaît à la première selle qui suit l'expérience et ne se reproduit pas. On observe aussi parfois une paraplégie passagère et plus ou moins complète avec anesthésie des membres postérieurs.

Rosenthal[3] a noté que la température restait basse pendant plusieurs jours : nous avons constaté cet abaissement immédiatement après l'expérience, et nous l'avons vu persister quelques heures; mais ceux de nos animaux qui ont survécu avaient tous, dès le lendemain, repris leur température normale; en somme, le rétablissement est prompt à se faire; au bout de

1. Voyez Ch. Richet. « Température du corps dans les maladies. » (*Revue scient.*, 1885, 2e sem., p. 297.)

2. Arnould. *Dict. encycl. des sciences méd.*, t. XVIII, 2e p., article *Typhoïde*, p. 519.

3. Rosenthal. *Revue scient.*, 1872, 2e série, t. I, p. 592.

24 heures, on peut dire qu'il est complet ; il paraît être plus rapide si l'animal a été brusquement refroidi (exp. II).

Les animaux qui meurent doivent être divisés en deux catégories bien distinctes, que la plupart des auteurs ne signalent même pas : les uns, en effet, succombent au fastigium de l'hyperthermie ; chez eux la polypnée se ralentit de plus en plus ; on voit survenir des convulsions cloniques, et la respiration s'arrête ainsi que le cœur ; les autres, au contraire, sont revenus à la température normale ; quoique très fatigués, ils ne paraissent pas absolument condamnés ; cependant la température, au lieu de se maintenir à son chiffre physiologique ou à un degré très voisin, continue à baisser ; ils ne sont plus maîtres de régler leur chaleur et ils meurent en hypothermie (exp. III). Ce mode de terminaison a été indiqué par Magendie [1], qui l'a observé dans une de ses expériences ; il est singulier qu'il n'ait pas attiré l'attention des auteurs, parce qu'il montre qu'un des dangers de l'hyperthermie est précisément l'état absolument opposé, l'hypothermie, et que celle-ci peut être telle que la mort en soit la conséquence (mort à 25°, cas de Magendie) [2].

Les lésions de l'autopsie sont semblables dans les deux genres de mort : elles consistent en hémorrhagies intestinales et pulmonaires ; congestions de tous les viscères, ecchymoses sous-pleurales et sous-péricardiques ; le cœur est toujours dur : cette dureté ne porte que sur le ventricule gauche ; si l'animal a succombé en hyperthermie, le ventricule est contracté et vide. Quand, au contraire, la mort s'est produite en hypothermie, il est rempli par des caillots ; dans le premier cas, le cœur s'arrête en systole ; dans le second, il s'arrête dans le relâchement.

1. Magendie. *Union méd.*, 1850, t. IV, pr 184.

2. Voici l'observation de Magendie : Un cochon d'Inde est plongé dans de l'eau à 57° ; au bout de 7 minutes, il était à 46° ; retiré alors, essuyé soigneusement et abandonné à une température de 10 à 12°, il était, au bout de 10 minutes descendu à 37°, au bout de 45 minutes à 25°, puis il mourait.

B. — *Influence comparative de la durée et de l'intensité de la température.*

Expérience I. — (29 *mars* 1888.)

Chien griffon, petit, de un à deux ans, pesant $9^{kil},800$;

T. = 38°,80, R. = 28.

Muselé et attaché à 3 h. 20; électrisé à 3 h. 30; la température est portée jusqu'à 44°; elle est maintenue entre 43° et 44° (avec température moyenne de 43°,50) pendant 70 minutes; l'électrisation a été maintes fois suspendue et reprise selon le besoin; quand la température était suffisamment élevée, on arrêtait le courant; lorsqu'elle descendait au voisinage de 43°, on électrisait de nouveau.

A 5 h. 27, l'animal, revenu à sa température normale (39°,50), est détaché; sa faiblesse est extrême, il ne peut se tenir debout et n'essaye même pas de se mouvoir; son arrière-train est insensible à la pression et à la piqûre; il a perdu 2 800 grammes de son poids primitif; or il n'a expulsé que quelques gouttes d'urine et n'a pas déféqué pendant l'expérience: la perte est donc presque entièrement supportée par la salivation et l'exhalation pulmonaire.

L'animal ne veut ni manger ni boire; il regarde avec une indifférence absolue l'eau et les aliments.

A 6 heures, le chien vomit un liquide blanchâtre sans trace de sang ni de bile. T. = 37°. 30 mars. Animal mort dans la nuit; rigidité cadavérique généralisée.

Autopsie pratiquée à 2 heures du soir.

Poumons. — Fortement hyperhémiés; aux bases, noyaux d'hémorrhagie interstitielle, au nombre de trois à droite, de deux à gauche, et limités au bord inférieur; en incisant le tissu pulmonaire à ce niveau, on voit nettement qu'il est infiltré de sang.

Pas d'ecchymose sous-pleurale ni sous-péricardique.

Cœur. — Ventricule gauche très dur, rempli par un caillot; ventricule droit et oreillettes mous et renfermant plusieurs caillots excessivement noirs.

Diaphragme très souple.

Estomac. — Dilaté par des gaz; muqueuse légèrement rouge au niveau de la grande courbure.

Intestins. — Renferment du mucus teinté de sang; il est congestionné par places, surtout dans le duodénum.

Foie. — Congestionné uniformément.

Rate. — Normale.

Reins. — La substance corticale est fortement hyperhémiée.

Cerveau. — Rien de spécial ; le bulbe paraît également normal.

L'examen microscopique des fibres du ventricule gauche a montré qu'elles avaient perdu par places leur striation et qu'elles étaient manifestement granuleuses.

Expérience II. — (18 *avril* 1888.)

Chien petit, très jeune, pesant 3kil,980, muselé et attaché à 2 h. 40 ; T. = 39°,80 ; R. = 20 à 2 h. 50, enveloppé entièrement dans l'ouate ; de 2 h. 50 à 4 h. 10, l'animal ainsi emmailloté ne s'échauffe presque pas ; on emploie alors l'électrisation. Voici la marche de la température et de la respiration ; on remarquera que la polypnée n'a commencé qu'à 42°,25, qu'elle a été peu intense et qu'elle a cessé presque subitement, alors que le chien avait encore une température de 43°,75 :

heures.	degrés.	
4,15.	T. = 40,90	R. = 60
4,25.	41,75	R. = 60
4,35.	42,25	R. = 164 (polypnée).
4,45.	43	»
4,55.	43,60	»
5,10.	44	»
5,20.	44,15	»
5,30.	44,05	R. = 144
5,40.	44,05	
5,50.	44	R. = 120. Arrêt du courant.

On voit que, malgré l'électrisation, le thermomètre n'est pas monté au delà de 44°,15, et que l'animal ne s'échauffe plus ; nous n'en voyons d'autre raison que la faiblesse et la fatigue musculaire du chien, qui sont très grandes ; les excitations électriques ne provoquent en effet que de rares contractions.

En même temps qu'on cesse l'électrisation, on défait la muselière et retire toute l'ouate ; quoique démuselé, l'animal garde la gueule fermée, et il est même difficile d'écarter ses mâchoires ; la sensibilité est très diminuée : on peut pincer très fortement la queue de l'animal ou les pattes sans provoquer de réaction ; le chatouillement de la surface interne de l'oreille est bien perçu ; le réflexe cornéen est intact.

heures.	degrés.	
6	T. = 43,75	R. = 54
6,10.	43	R. = 48
6,45.	40,50	R. = 48

La sensibilité a reparu, mais elle est encore émoussée ; l'animal, détaché, ne fait aucun mouvement et paraît exténué.

Il est resté 85 minutes au-dessus de 43° avec maximum 44°,15 et température moyenne de 43°,80.

La perte de poids est de 450 grammes. Ce chien est mort quelques heures après l'expérience, dans la nuit. L'autopsie, pratiquée le 19 avril, à 4 heures du soir, ressemble absolument à la précédente ; nous n'avons rien trouvé du côté du bulbe et des voies aériennes qui pût nous expliquer le retard dans l'apparition de la polypnée, son peu d'intensité et sa faible durée.

Expérience III. — (31 *mars* 1888.)

Chien adulte, de taille moyenne, pesant 9 kilogrammes.

T. = 38°,75 ; R. = 24

Muselé, attaché et enveloppé d'ouate à 2 h. 55 ; maintenu 2 h. 45 au-dessus de 42°, avec maximum 43°,15, et température moyenne de 42°,70 ; l'électrisation a été faite pendant 40 minutes ; elle a été peu énergique, et, comme dans une expérience précédente, on l'a cessée et reprise, à divers intervalles et pour les mêmes raisons.

A 6 h. 15, l'animal ayant repris sa température normale est détaché ; il peut marcher et ne fléchit pas sur ses membres ; mais, à peine a-t-il fait quelques pas, qu'il s'arrête et s'appuie contre un pied de table ; il reste là immobile, inerte, et ne se couche pas spontanément. Il ne veut ni manger ni boire.

Son poids a diminué de 600 grammes.

A 6 h. 25, il a un peu de diarrhée sans trace de sang.

1er avril. — Animal mort ; rigidité cadavérique complète et générale ; sous le cadavre on voit de la diarrhée sanguinolente.

Voici les résultats de l'autopsie :

Cœur. — Ventricule gauche très dur, contenant quelques caillots mous et très noirs ; ventricule droit et oreillettes flasques et remplis de sang épais et très noir.

Poumons. — Plèvre intacte ; pas d'ecchymose sous-pleurale ; poumons considérablement hyperhémiés, présentant aux bases une coloration noire due à une hémorrhagie interstitielle, qui occupe à droite la moitié du lobe inférieur ; quelques noyaux semblables dans les autres parties du parenchyme.

Diaphragme parfaitement souple.

Foie et *reins*. — Congestionnés.

Rate. — De volume et d'apparence normaux.

Intestins. — Renferment du mucus rosé en assez grande qnantité.

Cerveau. — Pie-mère finement injectée ; rien d'appréciable à la coupe de la substance cérébrale et du bulbe.

Expérience IV. — (3 *avril* 1888.)

Chien griffon, adulte, de petite taille, pesant 5 kilogrammes.

T. = 39°,25; R. = 12; P. = 84

A 4 h. 15, électrisé; il se secoue violemment et défait sa muselière. On le laisse en cet état.

4 h. 30. . . . T. = 42°; R. 60; pas de polypnée.

On cesse l'électrisation et on emmaillote l'animal dans l'ouate.

heures.	degrés.
4,40.	T. = 42,50; R. = 60
4,50.	T. = 42,50; R. = 148

La polypnée apparaît, mais elle est peu intense, intermittente et très irrégulière; le chien respire la gueule ouverte, sans tirer la langue; l'expiration est active et spasmodique.

heures.	degrés.
5	T. = 42,40; R. = 120
5,15.	T. = 42,25; R. = 180

Reprise du courant jusqu'à 5 h. 20.

heures.	degrés.
5,20.	T. = 42,60
5,22.	T. = 42,75

Convulsions cloniques généralisées; on retire l'ouate.

5 h. 24. . . . T. = 43°,10

Attaque tétaniforme et mort[1].

heures.	degrés.
5,30.	T. = 43,40
5,45.	T. = 43. Rigidité cadavérique.

L'autopsie a été faite à 5 h. 50, c'est-à-dire immédiatement; elle n'a rien révélé de particulier. En voici les résultats :

Cœur. — Ventricule gauche, dur, contracté, vide; ventricule droit et oreillettes flasques et remplis de sang excessivement noir et épaissi.

1. Les cas de mort à 43° chez le chien sont exceptionnels, à moins que cette température ne soit maintenue pendant un certain temps; on verra d'ailleurs que les résultats de cette expérience ne sont pas en concordance avec les expériences suivantes.

Poumons. — Plèvres vides ; pas d'ecchymoses sous-pleurales ; noyaux hémorrhagiques dans le tissu pulmonaire, très irrégulièrement répartis.

Diaphragme normal, non rigide.

Foie, rate et *reins.* — Fortement congestionnés.

Estomac. — Très dilaté.

Intestins. — Remplis de matières fécales dures ; muqueuse duodénale hyperhémiée ; pas de trace d'hémorrhagie.

Vessie. — Pleine d'un liquide clair et transparent.

Cerveau. — Sinus de la dure-mère gorgés de sang noir ; vaisseaux de la pie-mère plus apparents qu'à l'état normal ; hémisphères cérébraux, cervelet, bulbe et protubérance sains.

Expérience V'. — (4 *avril* 1888.)

Chien adulte, de taille moyenne, pesant 12 k. 500. Muselé et attaché à 3 h. 45 ; T. = 39°,45 ; Resp. = 28. A 3 h. 50, électrisé ; à 4 h. 20, T. = 42 ; R. = 180. On arrête le courant et on enveloppe l'animal dans l'ouate : la température est maintenue une heure au-dessus de 42° avec maximum 42°,90 et température moyenne 42°,40 ; à 5 h. 20, l'animal est détaché ; il revient assez rapidement à sa température normale.

5 h. 50. . . . . T. = 40°

Le chien peut marcher sans difficulté ; il a perdu 500 grammes de son poids primitif ; il mange avec appétit et boit avec empressement, puis il se couche.

5 avril. — Animal vivant, bien portant, mais très craintif ; il n'a pas uriné ni déféqué depuis l'expérience.

T. = 39°,25 ; R. = 24 ; Poids = 12^{kil},500.

Aucun accident ultérieur.

Expérience VI'. — (5 *avril* 1888.)

Chien griffon adulte, de forte taille, pesant 21^{kil},500. Muselé et attaché à 2 h. 10. T. = 39°,2 ; R. = 24.

Emmailloté dans l'ouate et électrisé ; maintenu deux heures au-dessus de 42° avec maximum de 43° et température moyenne de 42°,50 ; perte de poids = 1 200 grammes.

L'animal, aussitôt détaché, se met à courir et mange avec avidité.

6 avril. — Chien très bien portant. T. = 39°,40 ; poids = 20 kilogrammes. Aucun phénomène morbide dans la suite ; il a servi à d'autres expériences.

Expérience VII'. — (17 *avril* 1888.)

Chien bouledogue adulte, de taille moyenne, pesant $6^{kil},500$; muselé et attaché à 2 h. 45. T. = 39°,45.

A 2 h. 50, enveloppé entièrement dans l'ouate, l'animal ne bouge ni ne se plaint, mais salive abondamment. On laisse monter la température à 42°,50 et on la maintient entre 42° et 43° pendant deux heures. L'électricité n'a pas été employée, on s'est contenté d'enlever la muselière ou de la remettre selon qu'il fallait refroidir ou échauffer l'animal [1].

A 6 heures le chien, revenu à sa température normale, est détaché; perte de poids = 250 grammes; elle représente exactement la quantité de salive sécrétée et de vapeur d'eau exhalée par les poumons, l'animal n'ayant ni uriné ni déféqué pendant l'expérience.

Le chien paraît assez fatigué et ne peut se servir du membre postérieur droit, qu'il évite d'appuyer sur le sol; il ne veut ni manger ni boire et se couche.

Survie sans aucun accident.

Expérience VIII'. — (18 *mai* 1888.)

Chien adulte, vigoureux, de taille moyenne, pesant 10 kilogrammes, attaché et muselé à 9 h. 50.

T. = 39°,50.
9 h. 55, enveloppé dans l'ouate et électrisé.
10 h. 15, T. = 42 h. 15. Arrêt du courant.

L'animal est maintenu trois heures consécutives (de 10 h. 15 à 1. h. 15), entre 42° et 42°,60, avec température moyenne de 42°,30.

heures.
1,15, on enlève l'ouate et la muselière.
1,20, T. = 41°,75.
1,35, T. = 39°,45.

L'animal détaché ne pèse plus que $9^{kil},500$; il a donc perdu 500 grammes; il marche sans grande difficulté; son arrière-train est cependant affaibli; mais cet état n'est que passager. A 5 heures, le chien paraît bien portant, il mange avec son appétit ordinaire; T. = 38°,50.

12 *mai*. — Animal vivant; pas de diarrhée dans la nuit; pas de sang dans les matières fécales. T. = 39°. Survie définitive sans accident.

1. Un chien en hyperthermie, qui a 42° par exemple, et qui est muselé, ne peut faire que 150 à 180 inspirations en moyenne par minute; non muselé, il en ferait de 200 à 300 et se refroidirait par conséquent beaucoup plus vite; la muselière ralentit la polypnée, en augmentant la pression de l'air inspiré et expiré. Voy. Ch. Richet. *Arch. de physiologie*, 1888, p. 206.

TABLEAU C

TEMPÉRATURE EXPÉRIMENTALE.	TEMPÉRATURE MAXIMA.	TEMPÉRATURE MOYENNE.	DURÉE de la TEMPÉRATURE.	TERMINAISON.
Résumé des expériences du chapitre II.				
degrés.	degrés.	degrés.		
43-44	44	43,50	70 minutes.	Mort.
43-44	44,15	43,70	80 —	—
42-43	43,15	42,70	2 h. 45 m.	—
42-43	43,10	42,50	54 minutes.	Mort (cas exceptionnel).
42-43	42,90	42,40	60 —	Guérison.
42-43	42,90	42,40	120 —	—
42-43	43	42,50	120 —	—
42-43,60	42,60	42,30	3 heures.	—

TEMPÉRATURE EXPÉRIMENTALE.	TEMPÉRATURE MAXIMA.	TEMPS AU-DESSUS de 43 degrés.	TEMPS AU-DESSUS de 44 degrés.	TEMPS AU-DESSUS de 45 degrés.	TERMINAISON.
Résumé des expériences du chapitre I.					
degrés.	degrés.	minutes.	minutes.	minutes.	
45-46	45,85	45	35	20	Mort immédiate.
45-46	45,65	23	15	9	Mort après refroid.
45-46	45,40	33	18	8	Survie.
44-45	44,90	31	17	—	Guérison.
44-45	45	—	17	5	—
44-45	44,75	—	15	—	—

L'idée générale qui se dégage de ces expériences est que l'hyperthermie est dangereuse à la fois par son intensité et par sa durée; à des degrés où elle n'est pas immédiatement mortelle, elle peut cependant entraîner la mort, si elle est suffisamment prolongée; à des températures réputées constamment mortelles par les auteurs, les animaux peuvent survivre si on les refroidit rapidement et s'ils ne restent qu'un temps très court à cette énorme élévation thermique. L'influence de la durée de la température a été signalée par plusieurs au-

teurs; elle est très manifeste dans l'état fébrile; mais aucune recherche expérimentale n'a été faite encore pour la démontrer; les expériences que nous rapportons sont donc, à ce point de vue, nouvelles.

Nos observations ne sont pas suffisamment nombreuses pour établir d'une façon précise le temps que le chien peut résister à telle et telle température déterminée; voici néanmoins les chiffres que nous avons obtenus :

1° Une température de 45° peut durer 5-8 minutes sans être mortelle;

2° Une température de 44°-45° peut persister 17-18 minutes sans amener la mort;

3° Entre 43° et 44° la limite de résistance paraît être entre 35 et 70 minutes;

4° Entre 42 et 43°, avec une température très voisine de 43°, cette limite est de 2 h. 45; une température plus rapprochée de 42° que de 43° peut être supportée au moins 2 heures; dans un cas, une température de 42°,30 en moyenne a pu être prolongée pendant 3 heures consécutives, sans aucun accident.

Ceux de nos animaux qui sont morts ont tous succombé dans la nuit qui a suivi l'expérience; nous n'avons pu prendre leur température jusqu'à la fin; mais, selon toute vraisemblance, ils meurent en hypothermie, comme ceux dont nous avons déjà parlé au chapitre Ier.

Les chiens qui ont survécu se sont rétablis très rapidement; quelques-uns ont eu des hémorrhagies intestinales; d'autres n'ont présenté qu'une légère et courte fatigue; de tous ceux qui étaient encore en vie 24 heures après l'expérience, aucun n'a succombé : il semble donc qu'après une survie d'un jour la guérison est constante.

C. — *Action combinée du chloral et de la chaleur.*

Expérience I. — (3 *mai* 1888.)

Chien adulte, de taille moyenne, pesant 6 kilogrammes. T. = 39°.

A 10 heures du matin, fixé sur une planche et chloralisé jusqu'à résolution complète; on lui injecte dans la saphène successivement 20 centimètres cubes d'une solution de chloral à 1/10 (soit 2 grammes de chloral).

A 10 h. 50, tout réflexe a disparu, la cornée est insensible; l'animal est porté dans un bain dont la température est de 43° et ensuite élevée progressivement jusqu'à 48°; à ce moment, la température du chien est de 38° seulement; elle a baissé sous l'influence du chloral;

heures.	degrés.		
11,15.	T. = 38,75	R. = 40	Bain = 43°
12,45.	40	R. = 132	
12	40	R. = 200	

Le réflexe cornéen reparaît, et l'animal commence à s'agiter; nouvelle injection de 5 centimètres cubes de la solution de chloral; addition d'eau chaude.

heures.	degrés.	
12,40.	41	Bain = 47°
12,45.	41,65	

Si l'on soulève la tête de l'animal, de manière à faciliter l'entrée de l'air dans le poumon, la polypnée augmente presque instantanément, et il est impossible de compter la respiration.

heures.	degrés.
1,10.	42
1,20.	42,75
1,25.	43,15
1,35.	43,75
1,40.	44

On retire immédiatement l'animal et on le laisse se refroidir de lui-même.

heures.	degrés.
1,55.	40
2	39

L'animal est détaché; il reste couché et immobile.

heures.	degrés.
3,10.	36,10
3,55.	34,45

Chien toujours à la même place, indifférent à tout: aucune excitation ne le fait sortir de sa torpeur; sensibilité des membres postérieurs presque nulle; réflexe cornéen normal; réflexe du genou exagéré; pas de tremblement ni la moindre agitation musculaire, sinon un clignement très fréquent des paupières. Lorsqu'on presse très fortement sur la queue ou l'une des pattes de l'animal, il fait une expiration un peu plus forte et semble vouloir crier; mais il ne peut qu'ébaucher l'effort.

5 h. . . . . T. 30°

L'animal fait un peu de diarrhée sanguinolente.

5 h. 30. . . . . T. = 26°

Quelques légers soubresauts musculaires ; réflexes exagérés.

A 5 h. 55, même état, T. = 26°.

A 6 h. 15, même état, T. = 26°; pouls à peine perceptible; impossible de le compter.

3 *mai*. — Animal mort à la même place que la veille. Rigidité des membres postérieurs.

L'autopsie pratiquée le même jour nous a fait constater des lésions absolument analogues à celles déjà signalées chez nos animaux qui sont morts après avoir été échauffés; seulement, ici, elles sont encore plus accentuées; l'hémorrhagie intestinale est considérable et on remarque de nombreuses taches ecchymotiques au niveau de l'intestin grêle, sous la séreuse péritonéale.

Expérience II. — (3 *mai* 1888.)

Chien griffon, petit, adulte, pesant 6^{kil},300, attaché sur une planche à 9 h. 30; T. = 39°,30.

Chloralisé jusqu'à résolution complète (on lui injecte 25 centimètres cubes de la solution de chloral à 1/10).

A 10 heures, plus de réflexe cornéen; on met l'animal dans un bain à 52°.

heures.		degrés.
10,05. . . .	T. = 40	R. = 32
10,10. . . .	41,45	R. = 32
10,15. . . .	42	R. = 160
10,20. . . .	42,50	
10,25. . . .	42,80	
10,28. . . .	43	

On retire promptement l'animal et on l'abandonne à la température du laboratoire :

heures.	degrés.
10,30.	43
10,35.	42,50
10,40.	41,50
10,55.	40,70

A ce moment, on détache le chien et on le sèche ; il reste immobile et couché.

A 11 h. 5, il essaye de se relever ; il ne peut le faire qu'à demi et retombe ; il répète en vain plusieurs fois la même tentative.

A 11 h. 10, l'animal a pu se mettre debout ; il marche en titubant et tombe à chaque pas ; les extenseurs des pattes antérieures sont paralysés, et ses pattes, dans la marche, portent sur le sol par leur face dorsale ; l'animal, ne pouvant étendre ses membres antérieurs, est obligé, pour avancer, de lancer son tronc en avant ; mais il n'est plus capable de mesurer ses efforts, et il prend parfois un tel élan qu'il se renverse et tombe sur le dos.

2 heures. — Chien couché, paraissant très fatigué ; il faut le pousser fortement pour le faire changer de place ; il marche péniblement et se recouche dès qu'il a fait quelques pas, les membres postérieurs sont insensibles.

4 heures. — Tremblement généralisé très faible ; T. = 39°,10.

4 *mai*. — Chien vivant, couché à la même place que la veille, encore fatigué, et ne voulant pas marcher ; les membres postérieurs sont très faibles ; on peut mettre le pied sur l'une ou l'autre des pattes postérieures et presser énergiquement sans faire aboyer l'animal ; la même manœuvre sur les pattes antérieures est douloureuse et bien sentie. L'animal n'a pas voulu manger.

5 *mai*. — Chien encore à la même place ; un peu moins fatigué ; il peut marcher, mais se repose tous les 5 ou 6 mètres ; il a pris du lait, mais n'a pas voulu de sa nourriture ordinaire ; T. = 39°,20.

6 *mai*. — L'animal a été brûlé accidentellement, dans diverses parties du corps, par une solution concentrée de potasse. On a dû le sacrifier, pour lui épargner d'inutiles souffrances.

Expérience III. — (5 *mai* 1888.)

Chien jeune, vigoureux, pesant 16^{kil},500 ; fixé sur une planche à 9 h. 30 du matin ; T. = 39°,25.

Chloralisé profondément jusqu'à disparition du réflexe cornéen ; on lui injecte dans la veine saphène 40 centimètres cubes de la solution de

chloral à 1/10 ; après l'injection des 5 premiers centimètres cubes, période d'excitation très vive et n'ayant duré d'ailleurs que 3 minutes.

heures.	
9,55. . .	Insensibilité absolue ; T. = 38°,20.
10 . . .	Mis dans un bain à 46°-50°.
10,05. . .	T. = 38°,50 ; R. = 160 (polypnée réflexe).
10,15. . .	T. = 39°,50. Le réflexe cornéen reparaît.
10,35. . .	T. = 40°,50. Grande agitation, hurlements continuels.

On retire un instant l'animal du bain pour lui faire deux injections de 5 centimètres cubes de chloral :

heures.	degrés.
11	41,50
11,20.	42
11,25.	42,50
11,28.	43
11,31.	43,50

Le chien est enlevé rapidement de la baignoire et abandonné à la température du laboratoire ; il se refroidit très vite.

11 h. 38. . . . . T. = 41°,50

L'animal est détaché ; il reste couché et immobile jusqu'à 11 h. 50 ; à ce moment il essaye de se lever ; après plusieurs efforts inutiles, il finit par se dresser sur ses pattes et court follement en tous sens, se heurtant aux chaises, aux tables, titubant et tombant à chaque pas ; les extenseurs des pattes antérieures ne sont pas paralysés.

A 2 h. 10, animal couché, très fatigué, ne voulant pas marcher, mais pouvant se tenir sur ses pattes ; diarrhée sanglante ; membres postérieurs insensibles.

T. = 37° ; le même état persiste toute la soirée.

6 *mai*, à 10 h., chien à la même place que la veille ; il semble remis de sa fatigue, se promène dans le laboratoire et monte spontanément un escalier ; cependant il ne veut pas manger et paraît triste et hébété.

A 2 h. du soir, tout a changé ; l'animal est très malade, couché, incapable de se lever, présentant des secousses convulsives brusques, instantanées, très violentes, avec claquement bruyant des mâchoires ; les attaques convulsives se répètent deux à trois fois par minute ; par moments, du hoquet ; l'animal rend du sang presque pur par l'anus ; T. = 37°,20 ; insensibilité complète et généralisée ; réflexe cornéen diminué, lent à se produire ; autres réflexes très exagérés ; en touchant légèrement le museau de l'animal ou bien en frappant brusquement et fortement sur un membre, on provoque à volonté une attaque convulsive ; oscillations horizontales des yeux (nystagmus).

A 3 h. 20, les convulsions, qui avaient déjà diminué d'intensité et de fréquence, cessent; le réflexe cornéen persiste encore, mais très affaibli; les autres réflexes ont disparu; la piqûre, le pincement des membres, l'arrachement des poils ne provoquent aucune réaction; légère contracture des membres; la tête se renverse en arrière (opisthotonos); la pupille est très dilatée.

A 3 h. 50, léger tremblement généralisé qui s'accentue de plus en plus et qui est bientôt remplacé par une raideur tétanique avec arrêt de la respiration et mort à 3 h. 51; T. = 38.

Nous n'insisterons pas sur les détails de l'autopsie; nous dirons seulement que nous avons trouvé dans l'estomac et l'intestin une très grande quantité de sang et dans la plupart des viscères (poumons, foie, reins) des foyers hémorrhagiques plus ou moins considérables; quelques suffusions sanguines sous l'arachnoïde, très légères; nombreuses et larges ecchymoses sous-pleurales et sous-péritonéales. Ces ecchymoses et ces hémorrhagies tiennent-elles à une altération du sang ou à une action du chloral sur les centres nerveux échauffés? Nous ne chercherons pas à en expliquer le mécanisme, qui est peut-être très complexe[1].

Expérience IV. — (9 *mai* 1888.)

Chien adulte, petit, pesant $5^{kil},500$; fixé sur une planche à 9 h. 30 du matin; T. = 39°,25.

Chloralisé jusqu'à disparition du réflexe cornéen; il reçoit 15 grammes de la solution à 1/10.

heures.	
9,55	Porté dans un bain à 50°
10,05	T. = 40°,50; R. = 24
10,08	T. = 41°
10,10	T. = 41°,50; polypnée.
10,12	T. = 42°
10,16	T. = 43°

On le sort immédiatement, et on le laisse se refroidir.

heures.	degrés.
10,18	T. = 42,75
10,25	T. = 39,75

L'animal est détaché; il reste immobile.

A 10 h. 40, T. = 37°,25; la boule du thermomètre ressort tachée de sang.

1. Pour les hémorrhagies d'origine nerveuse, signalées pour la première fois par Brown-Séquard, en 1851, et reproduites expérimentalement par nombre d'auteurs, voyez. Vulpian. *Leçons sur les vaso-moteurs*, 1875, t. I, pp. 210 et suivantes, t. II, pp. 531 et suivantes.

A 10 h. 45, le chien, après maints efforts impuissants, se lève et essaye de courir; il s'avance en titubant, tombe à chaque pas; on ne remarque pas de paralysie des extenseurs des pattes antérieures; à 11 h. l'animal se couche.

A 2 heures de l'après-midi, le chien paraît rétabli; il marche assez facilement; ses membres postérieurs sont cependant affaiblis et plient sous la moindre pression; la sensibilité est normale; les réflexes ne sont pas exagérés; l'animal mange deux morceaux de viande avec avidité; T. = 38°,80.

10 *mai.* — Animal bien portant, a fait un peu de sang dans la nuit.

11 *mai.* — Rien de particulier; ce chien a survécu.

Expérience V. — (12 *mai* 1888.)

Chien chinois, pesant 6kil,500; T. = 38°,50.

A 9 h. 40 du matin, fixé sur une planche et profondément chloralisé; on lui injecte dans la saphène 15 grammes de la solution de chloral à 1/10.

heures.	
10,05.	Porté dans un bain à 49°
10,15.	T. = 39°
10,18.	T. = 40°
10,24.	T. = 41°,50. Polypnée.
10,28.	T. = 42°
10,35.	T. = 42°,50
10,40.	T. = 43°
10,47.	T. = 43°,50

L'animal est retiré immédiatement de la baignoire, et on le laisse se refroidir :

heures.	degrés.
10,52.	T. = 43
10,56.	42
11	41,50

Le chien est détaché; il reste immobile; les membres postérieurs présentent des convulsions cloniques très marquées et sont absolument insensibles.

A 11 h. 10, l'animal essaye de se relever; il ne le fait qu'à demi et retombe; après plusieurs tentatives inutiles, il peut se tenir sur ses pattes et alors il est pris d'une folle impulsion de courir, si bien qu'il ne s'arrête plus; chutes très fréquentes; pas de paralysie des extenseurs des membres antérieurs; à 11 h. 20, T. = 37°,50.

A 2 heures de l'après-midi, nous trouvons le chien couché; qu'on lui fasse peur ou qu'on le pousse avec le pied, il ne veut pas bouger de

place; il est en effet très affaibli, et, si on le met debout malgré lui, il n'y reste pas et se recouche aussitôt; les membres postérieurs offrent encore des secousses convulsives très nettes, mais moins accentuées qu'immédiatement après la sortie du bain; ils sont peu sensibles; l'animal est bien desséché; T. = 38°; poids = 6 kil.; perte = 500 gr.; le même état a persisté toute la soirée; la température prise à diverses heures a toujours été de 38°.

13 *mai.* — 10 heures du matin; animal couché à la même place que la veille, présentant des attaques cloniques très fortes, généralisées, avec claquement des dents; les attaques durent à peu près une demi-minute, puis elles deviennent de plus en plus rares et plus faibles; à 11 heures, elles ont presque disparu et on ne voit plus que quelques secousses légères et isolées, se passant surtout dans les membres postérieurs; la sensibilité est abolie; seul le réflexe cornéen existe encore; la température de l'animal est de 27°; de 10 heures à 11 heures elle s'est maintenue à ce chiffre.

14 *mai.* — Animal mort; l'autopsie n'a pas été faite.

Expérience VI [1].

Chien chloralisé et échauffé ensuite, meurt à 42°.

Expériences VII et VIII (communiquées par Ch. Richet; inédites).

Chien porté à 44°,10 et n'étant resté au-dessus de 43° que 18 minutes, reçoit du chloral et succombe.

Un autre chien, porté à 42°,70, et chloralisé, meurt le lendemain; il est resté seulement 1 h. 15 au-dessus de 42°, sans dépasser 42°,70.

Ces expériences montrent clairement, je crois, que le chloral, comme l'a indiqué M. Ch. Richet, devient très toxique quand il est associé à la chaleur; à 44°, il produit très rapidement la mort; à 43°,50, il est encore mortel; cependant la survie est plus longue; à 43° la guérison est possible; mais on observe de la paralysie avec anesthésie complète des membres postérieurs pendant plusieurs jours; un chien maintenu 75 minutes au-dessus de 42° avec maximum 42°,70, reçoit du chloral et meurt; ces diverses températures, 44°, 43°,50, 42°, les deux premières n'ayant duré qu'un instant, deux minutes

1. Ch. Richet. *Bull. de la Soc. de biol.* Séance du 9 août 1884, p. 550.

à peine, la dernière n'ayant pas été prolongée au delà de 75 minutes, ne sont certainement pas mortelles par elles-mêmes; il suffit de se reporter à nos expériences précédentes pour s'en assurer. Chose curieuse, les animaux ainsi chloralisés et échauffés semblent guérir et revenir à leur état normal; on pourrait, pendant un certain temps, les croire hors de danger quand, tout à coup, éclatent des convulsions épileptoïdes, d'abord fréquentes et violentes, qui vont ensuite en s'atténuant et qui se terminent par un accès tétanique et la mort immédiate; celle-ci arrive soit en hypothermie considérable (26°), soit à une température voisine de la normale (38°); elle peut se produire dans le coma, sans être annoncée et précédée par des phénomènes convulsifs[1].

Cette influence de l'hyperthermie sur l'action du chloral est des plus manifestes, et elle appelle l'attention sur un point particulier et assez important de pratique médicale; le chloral est, en effet, un médicament usuel et journellement prescrit; il est surtout indiqué dans les affections à forme convulsive; or, dans ces maladies (tétanos, épilepsie, éclampsie...), la température du corps peut monter très rapidement à 40°-41°; si, à ce moment-là, on administre du chloral, selon toute probabilité on augmente le danger et on prépare une terminaison fatale; il est vraisemblable qu'à une température de 39°,5 qui dure depuis plusieurs heures, le chloral, chez l'homme, serait également toxique; les substances de la même série que le chloral (chloroforme, éther, alcool) doivent, vraisemblablement aussi, se comporter de la même façon et devenir toxiques, quand la température de l'organisme s'élève; c'est là peut-être la raison de la gravité du coup de chaleur chez les alcooliques et les ivrognes.

1. L'injection sous-cutanée de chloroforme chez les cobayes et les lapins amène la mort dans des conditions à peu près semblables; ces animaux vivent plusieurs jours après avoir reçu l'injection; puis soudain surviennent des convulsions cloniques, et ils meurent. Voy. : Ch. Bouchard, *Bull. de l'Acad. de méd.*, 12 février 1884, 2e série, t. XIII, p. 298. Voir aussi *Semaine méd.*, 1884, nos 7 et 18, pp. 59 et 185.

M. Ch. Richet[1] a remarqué que, chez les poissons, la puissance des poisons augmentait avec la température; des expériences récentes, faites par MM. Ch. Richet et P. Langlois, et auxquelles nous avons assisté, montrent nettement que d'autres substances agissent plus énergiquement chez le chien quand on l'échauffe qu'à la température normale; ces faits demandent d'autres recherches et doivent attirer l'attention sur la posologie des médicaments aux diverses températures.

TABLEAU D

RÉSUMANT LES EXPÉRIENCES DU CHAPITRE III

DOSE de CHLORAL[1].	TEMPÉRATURE MAXIMA.	DURÉE de cette TEMPÉRATURE.	TEMPS AU-DESSUS de 42 degrés.	TEMPS AU-DESSUS de 43 degrés.	TERMINAISON.
grammes.	degrés.	minutes.	minutes.	minutes.	
2,50	44	1	—	—	Mort.
2,50	43	2	15	—	Guérison lente.
4,50	43,50	—	—	4	Mort.
1,50	43	1	—	—	Guérison rapide.
1,50	43,50	2	—	—	Mort.
—	42	—	—	—	Id.
—	44,10	—	—	75	Id.
—	42,70	—	18	—	Id.

1. C'est la dose qui a été nécessaire pour produire la résolution complète.

Conclusions.

I. — La température du corps peut être portée momentanément à 5° et même 6° au-dessus de son chiffre normal sans entraîner la mort, pourvu que l'élévation thermique soit rapide et le refroidissement immédiat.

II. — L'hyperthermie est dangereuse non seulement par

1. Ch. Richet. *Bull. de la Soc. de biol.*, 9 août 1884, p. 550.

son intensité, mais par sa durée; à des degrés de température différents, elle peut être également mortelle; le temps nécessaire pour amener la mort est en raison inverse de l'élévation thermique.

III. — Les animaux échauffés et revenus ensuite à leur température normale ne sont pas, par ce fait même, hors de danger; ils peuvent encore succomber, et, dans ces cas, la mort survient en hypothermie et dans les vingt-quatre heures qui suivent l'expérience; ce temps passé, la guérison est définitive.

IV. — Le chloral combiné à la chaleur est très toxique. Que la température soit très élevée et momentanée (de 43° à 44°), ou que, moins haute, elle dure plus longtemps, sans être dans aucun cas mortelle par elle-même, les effets sont identiques et très nets; les animaux chloralisés meurent d'autant plus rapidement que l'élévation thermique a été plus grande. Après une période qui varie de quelques minutes à trente-six heures et pendant laquelle ils semblent guéris, ils sont pris d'attaques convulsives généralisées et succombent soit en hypothermie considérable (26°), soit à une température voisine de la normale (38°); la mort peut survenir sans être précédée de phénomènes convulsifs.

V. — Le chloral nous paraît contre-indiqué dans tous les cas d'hyperthermie intense ou d'état hyperthermique modéré, mais prolongé.

VI. — Il y a lieu de tenir compte de la température de l'organisme, dans la dose des médicaments.

XIII

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ORGANIQUE SUR L'ACTION DE QUELQUES SUBSTANCES TOXIQUES

Par M. Saint-Hilaire.

Introduction.

Les travaux sur le sujet qui nous occupe sont peu nombreux, et, sauf quelques expériences de MM. Arloing et Chauveau, sur la chaleur comme adjuvant des antiseptiques, tous ont été faits par M. Ch. Richet ou sont sortis de son laboratoire.

L'assimilation des actions toxiques aux actions chimiques devait faire penser qu'elles obéissent aux mêmes lois, et que la chaleur devait favoriser les premières comme elle favorise

les secondes. Les expériences de MM. Ch. Richet, P. Langlois et Rallière ont confirmé cette théorie, et c'est pour ajouter de nouveaux faits et essayer d'en tirer une loi générale que nous avons entrepris ce travail.

Nous le diviserons en trois parties : dans une première partie, nous étudierons l'action du bromure de potassium, du chlorure de lithium, de l'antipyrine, du lactate de quinine, de l'alcool et du chloroforme chez des grenouilles portées à diverses températures; dans une deuxième partie, l'action du chlorure de lithium sur des chiens surchauffés. Enfin nous terminerons par l'étude de l'action toxique du sublimé sur les microbes de la putréfaction de l'urine à 20° ou à 43°.

PREMIÈRE PARTIE

I

Action de la chaleur sur les grenouilles.

Dans son traité sur la chaleur animale[1], Gavarret cite plusieurs auteurs qui ont fait des recherches sur la température propre des grenouilles, et ont observé qu'elle était plus élevée que celle du milieu extérieur.

1. *De la chaleur produite par les animaux vivants*, p. 123.

Voici les chiffres qu'ils ont donnés :

	degrés.
Czermak.	0,32 à 2,44
Becquerel.	0,50 à 0,75
J. Hunter.	2,80
Dutrochet.	0,04
Prévost et Dumas. . . .	1,50
Carlisle.	4,44
Martine.	2,70

Frappé par les écarts considérables que présentent ces chiffres 0°,04 à 4°,44, j'ai répété ces expériences.

J'ai pris de nombreuses températures de grenouilles à l'aide d'un thermomètre très sensible, marquant les vingtièmes de degré, et placé dans l'œsophage. Les résultats que j'ai obtenus diffèrent totalement des précédents. Je n'ai jamais vu une grenouille avoir une température autre que celle de l'eau dans laquelle elle a séjourné quelque temps. Il est probable que ces observateurs n'ont pas évité toutes les causes d'erreur tenant aux manipulations nécessaires pour prendre la température d'une grenouille. Le fait seul d'en garder une dans la main pendant *cinq secondes* suffit pour élever sa température de plus de 1°; en la prenant par les pattes, on peut l'échauffer de quelques dixièmes de degré. Ainsi donc, pour obtenir des résultats précis, il faut laisser la grenouille dans l'eau et éviter de la toucher avec la main, ce que n'ont peut-être pas fait les observateurs que je viens de citer, et c'est ce qui peut expliquer leurs résultats contradictoires. Voici comment j'ai procédé.

J'ai préalablement attaché aux maxillaires des grenouilles des fils qu'il suffit de tirer pour leur ouvrir la bouche. Lorsque je veux prendre la température, je soulève la tête de la grenouille au-dessus de l'eau et écarte les maxillaires. Il est alors très facile d'introduire un thermomètre dans l'œsophage. En procédant ainsi, je n'ai jamais pu constater la moindre différence entre la température de la grenouille et celle de l'eau environnante. Cependant le thermomètre que j'ai em-

ployé, ne marquant que les vingtièmes de degré, peut ne pas avoir été sensible aux variations de 0,04, chiffre donné par Dutrochet ; mais il semble bien difficile d'arriver à une pareille approximation ; car j'ai trouvé des différences plus considérables de température pour l'eau d'un même vase, suivant que je place le thermomètre au fond ou à la partie supérieure. La grenouille a la température de la couche d'eau dans laquelle elle se trouve. Si, de l'œsophage de l'animal maintenu à la partie supérieure, je plonge la cuvette de mercure au fond du vase, je vois une différence de plusieurs vingtièmes de degré, différence qui n'existe plus si je mets le thermomètre au même niveau que la grenouille.

Dans l'air, les grenouilles se conduisent de la même façon, elles prennent la température ambiante, mais il est difficile de faire la part de l'évaporation cutanée d'une part, et d'autre part des oscillations du milieu ambiant.

De ces expériences il ne résulte cependant pas que les grenouilles ne produisent pas de chaleur. Elles absorbent de l'oxygène, exhalent de l'acide carbonique. Il doit résulter de ces combustions une production de calorique ; mais cette chaleur est très faible, et rapidement enlevée, soit par l'évaporation, soit par le contact de l'eau environnante. Elle n'est pas appréciable par nos instruments de physique. M. Ch. Richet n'a pu constater la moindre différence entre la température de deux vases contenant, l'un une demi-douzaine de grenouilles, l'autre ne contenant que de l'eau [1].

Combien de temps faut-il à une grenouille pour prendre la température du milieu ambiant, si ce milieu devient plus chaud ou plus froid ? Pour répondre à cette question, j'ai fait l'expérience suivante :

Expérience I. — Je place un thermomètre dans l'œsophage d'une grenouille, il marque 22°. Je plonge cette grenouille dans de l'eau à 32°,

1. Ch. Richet, « Leçons sur la chaleur animale. » *Revue scientifique*, 1885, 1er semestre, p. 209.

et examine la colonne mercurielle. Pendant quatre ou cinq secondes elle ne bouge pas, puis elle monte rapidement de 3° ou 4° la première minute ; puis la vitesse va en décroissant jusqu'à ce qu'enfin, au bout de cinq à six minutes, la grenouille a 32°. Les choses se passent de la même façon de 32° à 22°, et quelles que soient les températures que l'on considère. On observe une légère différence tenant au volume des grenouilles. Plus une grenouille est grosse, plus elle met de temps à s'échauffer ou à se refroidir. Quoi qu'il en soit, huit à dix minutes ont toujours suffi.

Dans l'air, les choses se passent de la même façon, si l'on considère les températures basses, mais plus lentement. Pour aller de 15° à 25°, il faut de 30 à 45 minutes. Si l'on élève la température, il se fait à la surface cutanée une abondante sécrétion d'eau dont l'évaporation empêche l'élévation thermique de l'animal.

Cette évaporation cutanée a été étudiée et mesurée par W.-F. Edwards[1], qui a montré qu'elle est d'autant plus considérable que la température est plus élevée. A 10° une grenouille de 26 grammes perd 0gr,3 par heure. A 20° une grenouille de 28 grammes perd 0gr,6 par heure. A 40° une grenouille du même poids perd 1gr,4. C'est grâce à cette évaporation, et, peut-être aussi, à une sorte de polypnée qui se produit lorsque la température extérieure s'élève, que les grenouilles peuvent rester longtemps dans l'étuve sèche, à des températures très élevées, sans que leur corps s'échauffe au-dessus de 35°. Magendie a trouvé vivantes au bout d'une heure des grenouilles placées à l'étuve à 90°. J'ai placé des grenouilles dans des flacons dont l'air intérieur était à 50° et 55°. Une de ces grenouilles (36 grammes) a perdu, au bout de deux minutes, 0gr,40 de son poids ; une autre (22 grammes) au bout du même temps a perdu 0gr,32.

Cette sécrétion d'eau à la surface cutanée est donc une véritable fonction de régulation de la température. Elle est provoquée par l'hyperthermie de la grenouille ; elle se produit abondamment, alors même que l'évaporation ne peut se faire. Si l'on met une grenouille dans un air chaud et humide, on la voit se couvrir d'eau qui tombe goutte à goutte du corps de l'animal.

La température des grenouilles peut osciller entre 0° et 32° sans le moindre dommage pour elles. Entre 0° et 10° les mouvements sont lents. A mesure que la température s'élève, les propriétés vitales sont de plus en plus accentuées, et, enfin, à 32°, les mouvements sont très vifs, les battements du cœur et la respiration rapides. Les échanges chimiques sont augmentés : la grenouille absorbe plus d'oxygène, exhale plus d'acide carbonique[2]. La chaleur emmagasine dans les cellules de

1. *De l'influence des agents physiques sur la vie*, p. 583 à 595.
2. « Leçons faites au Collège de France. » *Union médicale*, 1850, t. IV, p. 183.

l'animal une plus grande somme d'*énergie chimique* qui se manifeste par ces combustions plus actives. Ce phénomène est absolument général; il s'observe dans la matière inorganique et dans toute la série biologique. Chez les plantes et chez les animaux à sang froid dont la température subit toutes les variations thermiques du milieu ambiant, il est des plus manifestes. Chez les animaux supérieurs à sang chaud, les échanges chimiques augmentent avec la température. Tous les auteurs qui ont mesuré l'oxygène absorbé et l'acide carbonique exhalé à l'état de fièvre ou d'hyperthermie ont trouvé que dans le premier cas les combustions étaient beaucoup plus considérables. Fraenkel, Leyden, Page, Colasanti, Senator, Pflüger[1], Vincent[2], ont trouvé des résultats analogues. Seul, Litten a observé le contraire, mais il s'est placé dans des conditions différentes : il a fait des expériences sur des cobayes à jeun depuis cinquante heures. C'est peut-être là la cause de ces résultats contradictoires. Spallanzani, Mangili, Prunelle, Saissy, cités par Gavarret[3] ont constaté que, chez les animaux hibernants, les échanges chimiques sont diminués, dans de grandes proportions, pendant l'hibernation. Prunelle a de plus prouvé que, pendant l'engourdissement, l'oxygène absorbé augmente avec la température de l'animal.

Au-dessous de 0°, les liquides de l'organisme sont congelés, et il y a danger de mort pour l'animal. Cependant on a pu faire revivre des crapauds et des poissons qui avaient été complètement solidifiés. Ces expériences n'ont pas réussi avec des grenouilles[4].

Au-dessus de 32°, les grenouilles sont incommodées par la chaleur, elles cherchent à fuir lorsqu'on les met dans l'eau à 33°, 34°. Si on élève graduellement la température, il vient un moment où elles perdent toute sensibilité et tombent inertes; mais le cœur bat encore, et, si on les refroidit, elles reprennent rapidement leurs mouvements. C'est ce que Cl. Bernard, qui a le premier signalé le fait, appelle l'anesthésie par la chaleur, anesthésie qui serait produite par asphyxie[5]. Il s'exprime ainsi à ce sujet : « L'anesthésie peut se produire également par la chaleur; mieux encore que par le froid. Pour anesthésier les grenouilles par la chaleur, il faut les plonger dans l'eau à 37°, 38°. Cette température n'offre pas de danger, puisque les substances albuminoïdes ne se coagulent qu'à 75°. Cependant, la réaction physiologique est très sensible. Pour peu qu'on dépasse cette température, qu'on aille jusqu'à 40°, les grenouilles risquent déjà de ne plus revenir. D'un autre côté à 35°, 36°, la grenouille conserve ses mouvements normaux, et ne s'anesthésie pas. »

1. Aubert, *Archives de Pflüger*, t. 26, p. 293.
2. Vincent, Thèse de Bordeaux, 1887. Les travaux de Fraenkel, Leyden, Page, Colasanti, Pfluger, Litten sont cités dans cette thèse, p. 42.
3. Gavarret, *De la chaleur produite par les animaux vivants*, p. 493.
4. Gavarret, *id.*. p. 502.
5. Claude Bernard, « Leçons sur les anesthésiques », p. 91.

A la suite des expériences que j'ai entreprises, j'ai pu constater qu'il existe à ce sujet des différences tenant principalement à l'espèce de grenouilles et pouvant tenir aussi à leur état de santé ou de maladie.

Les chiffres que donne Cl. Bernard ne peuvent s'appliquer qu'aux grenouilles vertes (*Rana esculenta*), qui, en effet, pour la plupart, perdent leur sensibilité entre 37° et 38°. Cependant, il est des grenouilles vertes qui sont anesthésiées à 35°,5, tandis que, pour d'autres, la température de 38° est nécessaire. Cette différence m'a paru être en rapport avec l'état de santé ou de maladie. En effet, pour les grenouilles vigoureuses nouvellement pêchées, la température de 38° est nécessaire, tandis que, pour celles qui sont depuis longtemps dans le laboratoire, qui sont affaiblies, la température de 36°, quelquefois même 35°,5 suffit. Mais cependant, quelque malades que soient les grenouilles vertes, aucune n'a jamais été anesthésiée avec une température de 35° prolongée même pendant longtemps [1]. De même, quelque vigoureuses qu'elles soient, elles n'ont jamais résisté à la température de 38°.

Pour les grenouilles rousses (*Rana temporaria*), il suffit d'une température bien moins élevée. Elles sont toujours anesthésiées entre 33°,5 et 34°. Il n'existe pas, avec cette espèce, les mêmes écarts qu'on observe avec les grenouilles vertes. A 33°, jamais d'anesthésie; à 34°, toujours.

Le moment où les grenouilles rousses vont être anesthésiées est annoncé par quelques mouvements convulsifs. Ce phénomène est moins fréquent chez les grenouilles vertes.

Expérience II. — 4 grenouilles rousses, placées dans de l'eau à 34°, sont anesthésiées au bout de trois ou quatre minutes.

Sorties de l'eau à ce moment, on voit leur cœur battre, et, placées dans l'eau à 20°, elles reviennent à l'état normal. Une seule est morte au bout de quelques minutes.

Expérience III. — 10 grenouilles rousses sont placées dans de l'eau, dont j'élève graduellement la température; elles sont anesthésiées lorsque la température est entre 33°,5 et 34°. Aucune n'a résisté à la température de 34°. Le moment où les grenouilles rousses vont être anesthésiées est annoncé par des mouvements convulsifs.

Expérience IV. — Même expérience avec 10 nouvelles grenouilles rousses; résultats absolument identiques.

Expérience V. — 6 grenouilles vertes sont placées dans l'eau à 35°; aucune n'est anesthésiée au bout d'une demi-heure.

Expérience VI. — 2 grenouilles vertes sont placées dans l'eau à l'étuve à 35°, et sont retrouvées en bon état vingt-quatre heures après.

1. Pendant vingt-quatre heures, Exp. VI.

Expérience VII. — 6 grenouilles vertes choisies parmi les moins vigoureuses sont placées dans de l'eau dont j'élève graduellement la température. Une grenouille est anesthésiée lorsque la température est à 35°,5, une autre à 36°; deux autres entre 36° et 36°,5, et les deux autres entre 36°,5 et 37°.

Expérience VIII. — 6 grenouilles vertes vigoureuses, nouvellement pêchées, sont placées dans de l'eau dont j'élève graduellement la température. Aucune n'est anesthésiée avant 37°. A partir de 37°, elles perdent successivement leur sensibilité; 2 vont jusqu'à 38°.

Expérience IX. — 5 grenouilles vertes sont depuis vingt minutes dans l'eau à 35°: aucune ne paraît malade. Je prends deux grenouilles rousses et les mets dans le même bocal : elles sont anesthésiées au bout d'une demi-minute.

Il existe donc, entre les grenouilles rousses et les grenouilles vertes, des différences physiologiques importantes, dont nous devons tenir compte. Aussi, dans le cours de nos expériences, pour éviter autant que possible les causes d'erreur, nous sommes-nous toujours servi de la même espèce de grenouilles, des grenouilles vertes.

II

Influence de la température organique sur les actions toxiques du chlorure de lithium, du bromure de potassium, de l'antipyrine, du lactate de quinine, du chloroforme et de l'alcool, chez les grenouilles.

« A 0° et un peu au-dessus, la grenouille est complètement réfractaire à l'action des poisons les plus énergiques; puis, à mesure que la température s'élève, la sensibilité augmente, la grenouille devient de plus en plus susceptible aux actions toxiques. Les phénomènes marchent dans ce sens jusqu'à 30° et 35°. Au delà, les propriétés vitales, au lieu de s'accroître,

diminuent. » Voilà ce que Cl. Bernard écrivait en 1875[1], mais il ne cite pas d'expériences à l'appui de cette assertion.

Le premier travail, où l'influence de la température sur l'action toxique a été complètement étudiée, est celui que M. Ch. Richet a publié sur l'intoxication des poissons. Voici les chiffres qu'il donne à cet égard pour le chlorure de potassium et le chlorure de cadmium.

Quantité de sel KCl par litre.		Durée de la survie.
degrés.	grammes.	minutes.
A 15 et 17 :	10	40
—	10	44
—	5	140
—	2,50	575
De 24 à 26 :	10	21
—	5	47
—	2	150

Quantité de chlorure de cadmium par litre.		Durée de la survie.
degrés.	grammes.	heures.
De 15 à 17 :	0,375	14
—	0,250	18
—	0,100	24
—	0,050	plus de 48
De 24 à 26 :	0,375	3 30

Ces chiffres montrent avec une évidence complète que les poisons agissent d'autant plus rapidement que la température est plus élevée[2].

Ce sont là les premières recherches faites pour étudier, chez les animaux à sang froid, l'influence de la température sur les actions toxiques.

Nous avons étudié chez les grenouilles l'influence de la température sur la toxicité du chlorure de lithium, du bromure de potassium, de l'antipyrine, du lactate de quinine, de l'alcool et du chloroforme. Ces animaux, pouvant, sans en être

1. Cl. Bernard, *Leçons sur les anesthésiques*, p. 132.
2. Ch. Richet, *Bull. de la Société de biologie*, 17 novembre 1883, p. 587.

incommodés, supporter des variations thermiques considérables, se prêtent bien à ce genre d'expériences.

Procédé d'expérimentation. — Dans nos expériences, deux conditions doivent être remplies : 1° porter les grenouilles à des températures diverses, ce que l'on fait rapidement en les plongeant dans l'eau préalablement chauffée ou refroidie; 2° leur faire absorber des doses toxiques déterminées.

Pour satisfaire à cette dernière condition, nous avons employé deux procédés. Nous avons utilisé l'absorption cutanée en plongeant les grenouilles dans des solutions titrées et portées à diverses températures. Nous nous sommes servi en outre des injections sous-cutanées.

Chacun de ces procédés présente quelques inconvénients. L'absorption cutanée ne peut être la même à 30° ou à 10°. A mesure que la température s'élève, la circulation devient plus active, l'absorption doit être plus rapide. De plus, les volumes croissent comme les cubes, et les surfaces comme les carrés, de sorte qu'une grosse grenouille a, proportionnellement à son poids, une surface d'absorption moindre qu'une petite, et résistera plus longtemps dans une même solution toxique. C'est ce que nous a démontré l'expérience.

Dans l'injection sous-cutanée, les causes d'erreur sont beaucoup moindres. Comme l'a dit M. Ch. Richet[1], elles tiennent en partie à la difficulté d'évaluer exactement le poids de l'animal.

Pour une grenouille de 20 grammes, on peut avoir des différences de 2 grammes suivant que le tube digestif est rempli ou non, suivant qu'elle est restée plus ou moins longtemps à l'air, exposée à l'évaporation. Cette différence peut faire varier la dose toxique rapportée à 1 kilog. de poids d'animal dans des proportions considérables.

Malgré ces causes d'erreur, impossibles à éviter, nous

1. Ch. Richet, « Action physiol. des sels alcalins. » *Archives de physiol.*, février 1886, p. 102.

croyons cependant avoir atteint une assez grande précision en employant les deux procédés et en faisant de nombreuses expériences qui se contrôlaient entre elles.

Les injections ont été faites tantôt dans les muscles de la cuisse, tantôt sous la peau du dos, à l'aide d'une petite seringue de Pravaz, et toujours, l'injection terminée, une petite pince était mise sur le trou de l'aiguille pour empêcher la sortie du liquide.

(*Les doses sont toujours rapportées à 1 kilogramme d'animal.*)

CHLORURE DE LITHIUM [1].

5 grenouilles reçoivent une injection de 0gr,30 et sont placées deux à 18° et trois à 32°.

A 18°. — Pendant 3 minutes, complètement immobiles. Au bout de ce temps la sensibilité revient.

1 heure. — Sensibilité intacte.

2 heures. — Même état.

3 heures. — Sensibilité diminuée. Elles réagissent lentement. Mouvements de plus en plus rares.

3 h. 30 min. — Mort.

A 32°. — Aucune des grenouilles n'a fait le moindre mouvement. A ce moment une des trois grenouilles réagit très violemment, si on la pince.

10 min. — Les deux autres grenouilles sont toujours immobiles. Le cœur bat.

15 min. — Deux grenouilles sont mortes.

L'autre se laisse renverser sans réagir, ses pattes sont rigides.

25 min. — Mort de cette grenouille.

9 *juin*. — Injection de 0gr,20 de chlorure de lithium.

A 20°. — Restent inertes pendant 2 minutes. Puis leur sensibilité revient; rien d'anormal ne se produit. Survie.

A 32°. — Restent inertes pendant 2 minutes; puis elles présentent une légère hyperesthésie. Le lendemain une des deux grenouilles en expérience est trouvée morte.

1. Pour le chlorure de lithium, nous considérons le poids du lithium métallique et non le poids du sel.

BROMURE DE POTASSIUM.

Expérience I. — 29 *mai.* — Six grenouilles reçoivent sous la peau du dos une injection de bromure de potassium (2 gr. p. 1000 de poids d'animal) et sont placées :

2 dans l'eau à 4°.
2 — à 18°.
2 — à 32°.

A 4°. — 20 min. — Sauf l'engourdissement que le froid explique, ne présentent rien d'anormal.

40 min. — Elles sont inertes, réagissent peu si on les pince, mais leur cœur bat encore.

1 heure. — Même état.

2 heures. — Même état.

2 h. 30 min. — Le cœur ne bat plus. Mort.

Celles qui sont placées à 18° réagissent faiblement au bout de 10 minutes, se laissent renverser sur le dos sans faire d'effort pour se relever. A 15 minutes elles sont complètement inertes. Le cœur cesse de battre entre 20 et 25 minutes.

A 32° elles sont anesthésiées au bout de 6 minutes, et le cœur ne bat plus au bout de 15 min. et 17 min.

Expérience II. — Injection sous-cutanée de 1gr,50.

2 grenouilles sont placées dans l'eau à 4°.
2 — — à 18°.
2 — — à 32°.

A 4°. — Elles n'ont rien présenté d'anormal au bout de 2 h. et demie, sauf peut-être un engourdissement un peu plus intense que celui produit par le froid seul.

Elles sont trouvées mortes le lendemain.

A 18°. — Après 20 min., ne font aucun mouvement réflexe ou spontané. Le cœur cesse de battre pour l'une après 27 min., pour l'autre après 35 min.

A 32°. — Au bout de 5 min., anesthésie, mort au bout de 12 min. et 20 min.

Expérience III. — Injection de 1 gr.

2 grenouilles sont placées à 4°.
2 — à 18°.
2 — à 33°.

A 4°. — Aucune ne meurt.

A 18°. — 5 min. — Léger engourdissement, les réflexes ne sont pas aussi vifs qu'à l'état normal.

20 min. — L'état normal paraît revenu.

Ne meurent pas.

A 33°. — 4 min. Anesthésie complète pour les deux grenouilles.
5 min. — L'une des deux est morte.
8 min. — La deuxième est morte.

Expérience IV. — Même expérience avec six nouvelles grenouilles.
A 4°. — Ne meurent pas.
A 18°. — 10 min. Une des grenouilles paraît plus malade que sa compagne, et réagit faiblement.
15 min. — Anesthésie complète.
1 heure. — Mort.
La deuxième grenouille ne présente pas d'anesthésie et survit.
A 33°. — 4 min. — Anesthésie complète.
5 min. — Une est morte.
10 min. — La deuxième est morte.

Expérience V. — Même expérience avec six grenouilles.
A 4°. — Ne meurent pas.
A 18°. — Une des grenouilles est trouvée morte le lendemain.
A 32°. — 6 min. — Se laissent renverser sur le dos.
15 min. — Anesthésie complète.
20 min. — Mort.

Expérience VI. — Injection de 0,50 centigr.
A 4°. — Rien d'anormal. Survie.
A 18°. — Rien d'anormal. Survie.
A 30°. — 5 min. — Léger engourdissement.
10 min. — État normal revenu.
A 34°. — 5 min. — Léger engourdissement.
10 min. — Anesthésie complète.
15 min. — Placées dans l'eau à 20°.
28 min. — Mort de la première.
35 min. — Mort de la deuxième.
Ces grenouilles avaient, avant l'injection, séjourné dans l'eau à 34° pendant 10 min., sans éprouver rien d'anormal.

DANS LA SOLUTION DE BROMURE DE POTASSIUM

Solution 1 p. 100.

Deux grenouilles sont plongées dans cette solution à 20°.
25 min. — Rien d'anormal.
Trois grenouilles sont placées dans la même solution à 32°.
3 min. — Une grenouille (13 grammes) ne réagit pas du tout si on la pince.
5 min. — Anesthésie de la deuxième (15 grammes).
10 min. — Le cœur de ces deux grenouilles ne bat plus.

La troisième grenouille beaucoup plus grosse (25 gr.) résiste plus longtemps.

8 min. — Se laisse renverser sur le dos, mais réagit encore.

20 min. — Anesthésie complète. Placée dans l'eau pure.

Le cœur cesse de battre une demi-heure après environ.

ANTIPYRINE

Expérience I. — Injection sous la peau du dos de 2 grammes d'antipyrine.

A 4°. — Les deux grenouilles n'ont présenté rien d'anormal au bout de 3 heures. Mais elles sont trouvées mortes le lendemain. En prenant une moyenne, nous pouvons leur donner une survie approximative de 9 heures.

10 min. — Ne font que de rares mouvements.

30 min. — Mort de l'une.

45 min. — L'autre est morte.

A 32°. — 2 min. — Perte de mouvement.

8 min. — Le cœur a cessé de battre.

Expérience II. — Injection de 1 gr.

A 4°. — Rien d'anormal au bout de 3 heures. Sont retrouvées vivantes le lendemain.

A 18°. — Mort entre 2 heures et 2 h. 1/2.

A 32°. — Le cœur cesse de battre entre 10 min. et 15 min.

Expérience III. — Injection de 0,50 centigr.

A 4°. — Rien d'anormal. Survie.

A 18°. — Légère excitation. Survie.

A 32°. — Perte de mouvement au bout de 15 min., mais elles sont encore vivantes au bout de 2 heures. Retrouvées mortes le lendemain. Au bout de 15 min. les pattes étaient rigides : mais le cœur et la respiration n'étaient pas arrêtés.

LACTATE DE QUININE

Expérience I. — Injection de 6 gr.

A 4°. — Vivantes au bout de 2 heures, mais trouvées mortes le lendemain.

A 18°. — 23 min. — Mort de la première grenouille.

30 min. environ. — Le cœur de l'autre cesse de battre.

A 32°. — 10 min. — Le cœur a cessé de battre.

15 min. — Mort de la deuxième.

Expérience II. — Injection de 4 gr.

A 4°. — Mouvements conservés au bout d'une heure. Trouvées mortes le lendemain.

A 18°. — Plus de mouvements spontanés au bont de 30 min., mais vivantes encore au bout de 2 heures. Trouvées mortes le lendemain.

A 32°. — Mort au bout de 10 à 20 minutes.

Expérience III. — Injection de 2 gr.

A 4°. — Rien d'anormal. Survie.

A 18°. — Un peu d'excitabilité. Survie.

A 32°. — 15 min. — Mouvements très faibles. De 20 à 30 min. le cœur a cessé de battre.

ALCOOL ET CHLOROFORME[1].

18 *mai*. — Solution. Alcool à 90° 10 cc.
Eau — 90 cc.

Grenouilles plongées dans cette solution.

A 21°. — 3 min. — Réflexes diminués.

5 min. — Anesthésie complète.

A 29°. — 2 min. — Anesthésie complète.

Solution. Alcool à 90° 5 cc.
Eau — 95 cc.

A 21°. — 15 min. — Réflexes diminués, mais l'anesthésie n'est pas complète.

A 29°. — 10 min. — Anesthésie complète.

A 32°. — 6 min. — Anesthésie complète.

Ces expériences faites avec plusieurs grenouilles, autant que possible de même volume, ont donné quelques petits écarts de 2 ou 3 minutes; mais les chiffres que nous donnons sont les moyennes du temps mis par les diverses grenouilles à mourir ou, tout au moins, à s'anesthésier.

Observation I. — 19 *mai*. — Deux grenouilles sont placées dans 200 cc. d'eau dont j'élève graduellement la température à 33°. Je maintiens cette température pendant 10 minutes. Rien d'anormal.

J'ajoute à ces 200 cc. 5 cc. d'alcool à 90°. Au bout de 8 minutes, une

1. Ces expériences avec l'alcool et le chloroforme devraient être complétées et répétées; quoi qu'il en soit, les faits qu'elles montrent confirment tout ce que nous avons dit plus haut.

des deux grenouilles ne se meut plus. Cependant, si on la pince, elle fait quelques petits mouvements. Au bout de 10 minutes aucune réaction. La deuxième grenouille, à ce moment, ne fait plus que de rares mouvements; si on la retourne, elle ne peut réussir à se mettre dans la position normale.

Après 14 minutes elle ne fait plus aucun mouvement.

Observation II. — Deux grenouilles sont placées dans 200 cc. d'eau à la température du laboratoire; 22°. A cette eau, j'ajoute 5 cc. d'alcool à 90°.

Après 20 minutes, elles réagissent encore et ne présentent rien d'anormal. Au bout de 30 minutes, elles sont un peu engourdies, mais elles réagissent très bien.

Solution. Alcool 4 cc.
Eau — 6 cc.

Injection de 3 cc. de cette solution p. 100 gr. de poids d'animal.

A 5°. — Rien d'anormal.

A 20°. — Rien d'anormal.

A 33°. — 5 min. — Anesthésie qui dure 7 à 8 minutes, puis tout rentre dans l'ordre.

22 *mai*. — Eau chloroformée. Solution 1 p. 100.

Expérience I. — Six grenouilles sont placées dans l'eau chloroformée à la température du laboratoire : 18°.

Au bout de 2 minutes, elles semblent un peu engourdies, mais elles réagissent très bien si on les pince.

Après six minutes, elles réagissent encore très bien.

Anesthésie après 11 minutes.

Expérience II. — Deux grenouilles placées dans même solution chloroformée à 35°.

Au bout de 2 minutes, légère excitation, alors que, pour les grenouilles placées à 18°, je constate, au contraire, un léger engourdissement.

Mais au bout de 5 minutes, complète anesthésie. On a beau la pincer, pas la moindre réaction. A ce moment je les retire de l'eau chloroformée et les place dans de l'eau pure à 18°. Au bout de 20 minutes, elles font quelques mouvements. Au bout de 1 heure elles sont à l'état normal.

Ces expériences sont trop incomplètes pour que nous puissions en tirer toutes les conclusions que nous tirerons des expériences faites avec le chlorure de lithium, le bromure de potassium, l'antipyrine et le lactate de quinine. Elles nous

montrent cependant que la température a une influence incontestable sur l'action de l'alcool et du chloroforme.

Dans les expériences qui précèdent nous n'avons pas décrit avec détail tous les symptômes présentés dans chaque empoisonnement. Cela nous aurait exposé à de nombreuses répétitions, car la même substance toxique a produit, à toutes les températures, les mêmes désordres. De plus, le fait essentiel pour nous était la détermination des doses toxiques et la durée de l'intoxication.

Cependant ces symptômes ont présenté, avec chaque poison, des différences assez intéressantes pour mériter quelque description. D'après les analogies chimiques et l'action physiologique des substances employées, nous pouvons les classer de la façon suivante :

1° Chlorure de lithium et bromure de potassium.
2° Antipyrine et lactate de quinine.
3° Alcool et chloroforme.

Avec le bromure de potassium et le chlorure de lithium, sels alcalins, nous avons observé, aussitôt après l'injection, ce que M. Ch. Richet a décrit sous le nom de *phénomènes d'inhibition* [1], c'est-à-dire, une abolition des mouvements spontanés ou réflexes, arrêt de la respiration, inertie complète, phénomènes qui disparaissent rapidement, au bout de une ou deux minutes. Cependant, chez deux grenouilles qui avaient reçu 0,30 de lithium, puis avaient été placées à 32°, cette anesthésie a persisté jusqu'à la mort, 10 minutes après l'injection. Le plus souvent, néanmoins, la sensibilité reparaît, pour un temps plus ou moins long, suivant la marche de l'intoxication : lorsque la mort doit arriver, l'anesthésie s'établit de nouveau d'une façon définitive, et le cœur s'arrête bientôt. Ces phénomènes d'inhibition se sont montrés plus intenses avec le chlorure de lithium qu'avec le bromure de potassium.

1. Ch. Richet, *Bull. de la Soc. de biol.*, 1883, p. 456.

Tout autre est le mode d'action de l'antipyrine et du lactate de quinine. On n'observe pas, avec ces substances, de *phénomènes d'inhibition*, et la sensibilité est conservée jusqu'à la mort. Ainsi, par exemple, si l'on injecte à une grenouille $0^{gr},50$ d'antipyrine et qu'on la place à $32^{\circ},5$, on voit d'abord une période d'hyperesthésie, dans laquelle les mouvements réflexes sont très vifs, et qui dure environ 3 ou 4 minutes. Au bout de ce temps la grenouille paraît fatiguée, elle se laisse renverser sur le dos, sans essayer de se relever; elle réagit faiblement si on la pince. Cela dure 20 minutes environ; alors les pattes deviennent rigides, elle ne peut faire aucun mouvement. Cependant, si on la pince, on voit les muscles abdominaux se contracter, ce qui montre bien que la sensibilité est conservée. Lorsque l'animal doit survivre, on n'observe que la première période; la période d'excitation.

Avec le lactate de quinine les effets produits sont à peu près les mêmes: légère excitation, au début, puis affaissement, et enfin raideur des membres. Lorsque l'injection a été pratiquée dans les muscles de la cuisse, on observe dès le début une immobilité complète de la cuisse; puis, au fur et à mesure que l'intoxication progresse, le membre antérieur du côté où a été faite l'injection devient roide, puis la contracture gagne le côté opposé.

L'alcool et le chloroforme produisent au début une légère excitation, à la suite de laquelle survient une anesthésie plus ou moins complète, suivant le degré d'intoxication. Mais cette perte de la sensibilité n'annonce pas, comme avec le bromure de potassium et le chlorure de lithium, une mort imminente.

Ainsi donc ces substances agissent d'une façon différente, et cependant les actions toxiques des unes et des autres sont rendues plus rapides par la chaleur et ralenties par le froid.

Dans le tableau ci-joint, résumé de nos expériences, on peut voir que la chaleur exerce une influence des plus manifestes sur la *durée des réactions toxiques* qui sont d'autant plus rapides que la température est plus élevée. C'est un phé-

nomène constant, et nous n'avons pas eu un seul fait contradictoire. Toujours la mort survient plus vite à 32° qu'à 28° et à 18° qu'à 4°. Certaines doses limites peuvent amener la mort à 32°, et ne produire aucun effet toxique à 18° ou à 4°; ou bien encore tuer l'animal à 32° et à 18° et le laisser vivre à 4°. Dans ces cas les grenouilles ont eu le temps d'éliminer le poison avant que les réactions toxiques soient produites. Disons en passant que l'opinion de Cl. Bernard que les grenouilles, à 0° et un peu au-dessus, sont *complètement réfractaires* aux poisons les plus énergiques, ne peut être admise pour 4° et pour les substances que nous avons employées. Car, à cette température, nous avons fait mourir les grenouilles toutes les fois que la dose injectée n'a pu être éliminée avant le temps nécessaire aux combinaisons. Il est cependant logique de penser qu'elle doit être admise pour certains poisons même très violents, mais dont l'élimination serait rapide.

On peut voir en outre dans ce tableau que, à 32°, 2 grammes de bromure de potassium[1], 2 grammes d'antipyrine, 6 grammes de lactate de quinine, ne produisent pas la mort plus rapidement que 1gr,50, 1 gramme de bromure de potassium; 1 gramme d'antipyrine; 4 grammes de lactate de quinine, à la même température. De plus pour le BrK, lorsque la mort doit survenir; à 32°, elle arrive à peu près constamment dans les vingt premières minutes; à 18°, entre vingt et quarante minutes; à 4°, jamais avant une heure et demie ou deux heures, quelle que soit la dose injectée[2]. Un seul fait semble contradictoire. Dans un cas, 50 centigrammes de BrK (Exp. VI) à 34°,6 n'ont amené la mort qu'au bout de 35 minutes. Mais il faut remarquer que c'est une dose très faible, qui a laissé survivre les grenouilles à 14°, 18°, 30°, et, de plus, que cette température n'a été maintenue que 15 minutes. Au bout de ce

1. Pour un kilogr. de poids vif.

2. Dans une expérience qui n'est pas relatée ici, j'ai injecté 3 grammes p. 1 000 de BrK à une grenouille, et l'ai placée à 4°. Elle était vivante au bout de 1 heure. Morte au bout de 1 heure et demie.

temps les grenouilles ont été placées dans l'eau à 20°. Vingt minutes après, elles étaient mortes, mais le moment précis de l'arrêt du cœur n'a pas été noté.

Il semble donc que *pour un même poison, à la même température, il faut un certain temps pour que la réaction toxique soit complète, temps qui est, jusqu'à un certain point, indépendant de la dose de poison employée, si cette dose est suffisante pour produire toutes les réactions nécessaires à l'empoisonnement* [1].

Autrement dit, supposons une cellule baignée dans une solution de BrK.

Pour que cette cellule meure, il faut que le BrK forme avec elle certaines combinaisons. Pour que ces combinaisons se produisent, il faut :

1° Une quantité A de BrK.

2° Un certain temps B.

Le temps B dépend de l'*énergie chimique* emmagasinée dans la cellule et le BrK, énergie qui est sous l'influeuce de la température et croît avec elle.

Si la température reste fixe, A devenant deux, trois, quatre fois plus grand, B ne variera pas. Si au contraire la température augmente, B deviendra de plus en plus petit, quel que soit A.

Ainsi donc, pour la rapidité de l'intoxication, l'élément température est plus important que la dose employée. Nous voyons, en effet, que 2 grammes de BrK à 4° n'ont amené la mort qu'au bout de 2 heures et demie, tandis que 1 gramme à 32° l'a produite en 15 à 20 minutes, à 33° en 7 à 10 minutes.

1. Des faits analogues ont été signalés : M. Ch. Richet a vu que, chez les poissons, le froid, s'il ne rend pas la dose mortelle nécessaire plus élevée, rend au moins les intoxications beaucoup plus lentes. Quelle que soit la dose, la durée de la vie ne change pas.

De même, dans l'empoisonnement par le curare, le temps nécessaire à l'asphyxie varie à peine avec la dose du poison, du moment qu'on a atteint la dose nécessaire. Cela prouve bien que le poison agit sur un seul élément anatomique. » Ch. Richet, *Archives de physiol.*, p. 127, 1886.

Toutes les substances employées nous ont donné des résultats analogues.

C'est ici que l'assimilation des actions toxiques aux actions chimiques peut se faire d'une manière aussi complète que possible. Prenons un exemple, et voyons ce qui se passe dans l'éthérification.

« Toute élévation de la température a pour effet d'accélérer la réaction des acides sur les alcools, aussi bien que celle de l'eau, ce qui est conforme au mode ordinaire suivant lequel s'exercent les affinités chimiques[1]. » Que l'on remplace les mots, acides et alcools, par poisons et organismes de la grenouille, et cette phrase de Berthelot pourra s'appliquer exactement à ce que nous avons observé. Mais l'analogie peut se pousser encore plus loin. Si on met en contact un équivalent d'acide et un équivalent d'alcool, il se produit, au bout de vingt-quatre heures, une certaine quantité d'éther ; si on met deux équivalents d'acide au contact de un équivalent d'alcool, la quantité d'éther produite dans les premières vingt-quatre heures, à la même température, n'est pas sensiblement augmentée ; ce n'est qu'au bout de quelques jours que la marche de l'éthérification est augmentée. De même 2 grammes de BrK ne produisent pas, avec l'organisme de la grenouille, les réactions chimiques nécessaires pour amener la mort, plus rapidement que 1 gramme, si la température est la même.

1. Berthelot et Péan de Saint-Gilles. *Ann. de chim. et de phys.*, 3e série, t. 66, p. 10. — *Théorie de l'éthérification*, Berthelot et Péan de Saint-Gilles, 3e série, t. 65, p. 385 ; t. 66, p. 5 ; 5e série, t. 14, p. 437.

SUBSTANCES EMPLOYÉES.	DOSES POUR 1 000 GRAMMES d'animal.	TEMPÉRATURE.	DURÉE DE LA VIE APRÈS L'INJECTION.
	grammes.	degrés.	
CHLORURE DE LITHIUM. . . .	0,3 L.	18	3 h. 30.
			3 heures.
		32	15 minutes.
			13 —
			25 —
			15 —
	0,2 L.	18	Survie.
			—
		32	—
			9 heures (1).
	2	4	2 h. à 2 h. 1/2.
			— —
		18	20 minutes.
			25 —
		32	15 minutes.
			17 —
	1,50	4	9 heures.
			9 —
		18	25 minutes.
			35 —
		32	12 minutes.
			20 —
BROMURE DE POTASSIUM . . .	1	4	Survie.
			—
			—
			—
		18	Survie.
			—
			—
			1 heure.
		33	Survie.
			9 heures.
			5 minutes.
			8 —
			10 —
			5 —
		32	20 minutes.
			30 —

(1) Le chiffre de 9 heures n'est qu'une approximation plus ou moins exacte. J'ai donné cette moyenne de survie aux grenouilles que j'ai laissées vivantes le soir, et que j'ai trouvées mortes le lendemain. Parmi les grenouilles ayant cette moyenne, les unes ont été observées pendant 3 heures, tandis que d'autres ne l'ont été que pendant 1 heure.

SUBSTANCES EMPLOYÉES.	DOSES POUR 1 000 GRAMMES d'animal.	TEMPÉRATURE.	DURÉE DE LA VIE APRÈS L'INJECTION.
	grammes.	degrés.	
BROMURE DE POTASSIUM. . . .	0,50	4	Survie.
		18	—
		30	—
		34	28 minutes.
			35 —
	2	4	9 heures.
			9 —
		18	30 minutes.
			45 —
		32	8 minutes.
			8 —
ANTIPYRINE.	1	4	Survie.
			—
		18	2 h. à 2 h. 1/2.
			— —
		32	10 à 15 minutes.
			— —
	0,50	4	Survie.
			—
		18	Survie.
			—
		32	9 heures.
			9 —
	6	4	9 heures.
			9 —
		18	23 minutes.
			30 —
		32	10 minutes.
			15 —
LACTATE DE QUININE.	4	4	9 heures.
			9 — —
		18	9 heures.
			9 —
		32	10 à 20 minutes.
			10 à 20 —
	2	4	Survie.
			—
		18	Survie.
			—
		18	20 à 30 minutes.
			20 à 30 —

DEUXIÈME PARTIE

INFLUENCE DE LA CHALEUR SUR L'ACTION TOXIQUE DU CHLORURE DE LITHIUM

MM. P. Langlois et Ch. Richet [1] ont montré que l'action convulsivante de la cocaïne se produit avec d'autant plus d'intensité que l'animal sur lequel on opère est soumis à une température plus élevée. Soit un chien mis dans un bain à 42°; si on lui injecte une dose de cocaïne minime, soit 8 milligrammes, les convulsions apparaissent tout de suite. Le lendemain, le même chien est refroidi dans un bain, à 30°; on lui injecte une dose de cocaïne bien supérieure, soit 4 centigrammes; il n'éprouve aucune convulsion. Mais, si alors on le réchauffe dans un bain à 40° *sans nouvelle injection*, les convulsions reviennent très violentes. Ces essais ont été contrôlés à plusieurs reprises. D'autre part les auteurs ont encore observé que ces mouvements convulsifs augmentent notablement et rapidement la température, sans aucun adjuvant extérieur. Or cette hyperthermie organique devient à son tour une cause de convulsion. Il y a là un *cercle vicieux :* si on ne parvient à le rompre, l'animal périt par arrêt du cœur et de la respiration. Pour enrayer cette action dangereuse et sauver l'animal, il importe de le refroidir au plus vite; les convulsions cessent, et le toxique s'élimine.

L'action combinée du chloral et de la chaleur a été étudiée par MM. Ch. Richet et Rallière [2]. Ces auteurs ont montré que, si on élève la température des chiens chloralisés, ces chiens

1. P. Langlois et Ch. Richet. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, séance du 4 juin 1888.
2. Voy. plus haut, p. 380.

meurent alors que l'élévation thermique ou la chloralisation isolées n'auraient pas produit la mort.

Voici les expériences que nous avons faites avec le chlorure de lithium en collaboration avec M. P. Langlois :

Observation I. — 5 *juin*. — Chien adulte, 3kil,250. Injection de 0,175 milligr.[1].

4 h. 25. — T. 38°,80; P. 114; Resp. 39.

4 h. 30. — Début de l'injection dans la veine saphène.

4 h. 50. — T. 38°, 40; Resp. 24; P. 114. Vomissements abondants, arrivant après chaque nouvelle injection de liquide dans la veine saphène.

5 h. 15. — T. 37°,40. Injection, vomissements.

5 h. 22. — Injection, vomissements. T. 37°,10; P. 100.

5 h. 30. — T. 36°,80. Injection suivie de vomissements.

5 h. 35. — T. 36°,6; P. 52; Resp. 28. L'injection est terminée, la dose totale est de 0,175 de lithium par kilogr. L'animal fait de longues inspirations lentes, il semble faire effort pour dilater sa cavité thoracique. Détaché et placé par terre, il tombe et n'a pas la force de se relever.

6 h. — Nouveaux vomissements. T. 36°,3; P. 44.

6 juin. 8 h. 30 matin. — T. 38°,5. Il mange un peu. Diarrhée très abondante. Il réussit à se tenir sur ses jambes, mais ses mouvements sont très lents, il paraît très fatigué, il se couche aussitôt qu'on le laisse tranquille, puis reste complètement immobile.

6 h. soir. — Il est très faible et se meut beaucoup plus difficilenent que le matin; c'est à peine s'il peut se tenir sur ses jambes. T. 35°,5.

Trouvé mort le lendemain matin.

Observation II. — 5 *juin*. — Petit chien adulte, 2kil,530.

5 h. 40. — Muselé et attaché, puis placé dans un bain à 45°. Injection de 0gr,175 de lithium métallique par kilogramme d'animal.

6 h. 23. — T. 42°. Polypnée intense. Injection de 0,08 de lithium.

6 h. 30. — T. 42°. Injection de 0gr,12. Vomissements aussitôt après l'injection dans la veine saphène. *Chien démuselé*.

6 h. 40. — T. 41°,50, polypnée intense. 0gr,12 injectés.

6 h. 45. — T. 42°,50. 0gr,12 injectés.

6 h. 50. — T. 41°,90. Les convulsions éclatent, ce sont des convulsions cloniques généralisées, interrompant la polypnée et s'accompagnant de raideur de la nuque.

6 h. 53. — T. 42°,20. Le chien est sorti de la baignoire.

6 h. 56. — T. 42°. Convulsions arrêtées. Pupille complètement dilatée.

7 heures. — T. 41°,4. Le chien détaché ne peut se tenir sur ses pattes, il reste inerte. La polypnée n'existe plus. 58 Resp. par minute.

1. Les chiffres signifient la dose de chlorure de lithium évaluée en poids.

7 h. 10. — T. 40°. Même état. Le lendemain matin le chien est trouvé mort.

Observation III. — 6 *juin*. — Chien adulte pesant 4kil,350.

Injection de 175 milligrammes de lithium métallique par kilogramme d'animal, soit en tout 76 centigrammes de lithium. Le chien est attaché.

3 h. 55. — Injection de 12 centigrammes.

4 heures. — Injection de 12 centigrammes. T. 38°,6 ; P. 120.

4 h. 5. — Vomissements.

4 h. 8. — Injection de 12 centigrammes.

4 h. 10. — T. 38°,6; P. 120. Vomissements qui m'empêchent de compter la respiration.

4 h. 15. — Injection de 12 centigrammes.

4 h. 20. — Vomissements. Diarrhée. T. 38°.

4 h. 24. — Diarrhée abondante. T. 37°,90.

4 h. 27. — Injection de 12 centigrammes.

4 h. 35. — Injection de 12 centigrammes. T. 37°,4.

4 h. 40. — Injection de 4 centigrammes.

L'injection est terminée : l'animal a 76 centigrammes de lithium métallique.

Vomissements continuels. T. 37° ; P. 84 ; Resp. 33.

4 h. 45. — Le chien est placé dans un bain dont l'eau est à 45°. Au bout d'une minute, les respirations deviennent fréquentes. Le chien a de la polypnée réflexe. Il est muselé.

4 h. 55. — T. 38°,5.

5 h. 1. — T. 39°.

5 h. 5. — T. 39°,9.

5 h. 10. — T. 40°,4.

5 h. 15. — T. 41°.

5 h. 18. — T. 41°,9. Polypnée intense.

5 h. 21. — T. 42°,2. Pas de convulsions.

5 h. 29. — Injection de 12 centigrammes de lithium.

5 h. 33. — T. 42°,7.

5 h. 36. — T. 43°,50.

5 h. 40. — Injection de 9 centigrammes de lithium.

Ce qui fait 22 centigrammes de lithium pour 1 kilogramme d'animal. T. 43°,8.

5 h. 43. — T. 44°. Petites convulsions cloniques généralisées. Réflexes oculaires abolis. Pupille dilatée.

5 h. 47. — Mouvements agoniques. Mort.

Autopsie faite immédiatement.

Intestin complètement vide. Pas d'hémorrhagie intestinale, ni d'ecchymose.

Poumon. Une légère ecchymose sous-pleurale insignifiante.

Rien dans les autres organes.

Observation IV. — 7 *juin*. — Petit chien loulou, 2^{kil},430, attaché et placé dans la baignoire dont l'eau est à 44°.

4 h. 5. — T. 39°,90. Le chien est muselé quelques instants.

4 h. 15. — T. 40°,20. Injection de 12 centigrammes de lithium.

4 h. 26. — T. 40°,3. Injection de 15 centigrammes de lithium.

4 h. 34. — T. 40°,8. Polypnée intense.

4 h. 40. — T. 41°,9. Injection de 15 centigrammes de lithium.

L'animal a 42 centigrammes de lithium, soit 175 milligrammes par kilogramme.

4 h. 45. — T. 43°. Sorti de l'eau.

4 h. 50. — T. 42°. Vomissements.

Le lendemain 8 juin, à 3 heures, le chien est encore vivant. Il a tous les signes de l'intoxication par le chlorure de lithium : mouvements lents, fatigue, etc.

Le 9 juin, à 2 heures, il est encore vivant, mais il est absolument inerte. La respiration se fait en plusieurs temps. Petites convulsions lentes. T. 29°; P. 37.

2 h. 35. — Le chien est attaché et placé dans la baignoire à 44°.

2 h. 40. — T. 32°,5. Mouvements convulsifs cloniques généralisés. La respiration s'arrête; mais le cœur continue à battre pendant 1 minute et demie.

2 h. 45. — Mort.

Observation V. — 8 *juin*. — Chien adulte, 5^{kil},050, a reçu le 7 juin, à 7 heures du soir une injection de 16 centigrammes de lithium par kilogramme. L'injection a été faite rapidement, en une demi-heure, et a été accompagnée de diarrhée et vomissements.

Le lendemain 8 juin, à 3 heures, ce chien présente tous les signes de l'intoxication par le lithium : mouvements lents, respirations profondes et se faisant en plusieurs temps. L'animal reste couché; si on le pousse du pied, il se lève, fait deux ou trois pas et se recouche. Il cherche les coins où on le laissera tranquille.

Son poids est de 4^{kil},520. Cette diminution de 530 grammes s'explique par les vomissements et la diarrhée. Il n'a pris aucun aliment.

3 h. 30. — T. 37°,90. Le chien est attaché, muselé et placé dans un bain dont l'eau est à 44°.

3 h. 45. — T. 39°,5.

3 h. 50. — T. 40°.

4 heures. — T. 40°,5.

A ce moment le chien, en se débattant, fait sortir le thermomètre du rectum. Pour le replacer il faut un certain temps pendant lequel l'animal se refroidit.

4 h. 20. — T. 39°,40.

4 h. 35. — T. 41°. Polypnée très intense.

4 h. 50. T. 42°,70. A ce moment les convulsions éclatent. Mouvements

convulsifs cloniques, s'accompagnant d'opisthotonos. Le chien fait des inspirations saccadées, lesquelles provoquent de petites attaques convulsives, lesquelles durent trois ou quatre secondes, cessent et recommencent à une nouvelle inspiration. Mais il existe pendant tout le temps un véritable tétanos.

Strabisme interne.

Pupille non dilatée.

4 h. 55. — T. 42°,4. — Je place le chien sous un robinet d'eau froide; sa température baisse rapidement.

5 heures. — T. 40°,5. — La raideur de la nuque a disparu, il n'y a plus de convulsions.

Le strabisme interne persiste toujours.

Le chien est remis dans la baignoire.

5 h. 10. — T. 41°,8. — A ce moment les mouvements convulsifs recommencent avec les mêmes caractères.

On sort l'animal de la baignoire, il a des convulsions pendant environ quinze minutes et meurt au bout d'une heure.

Observation VI. — 13 *juin*. — Jeune chien de chasse, 5^{kil},230.

2 h. 55. — Le chien est attaché, muselé et placé dans la baignoire dont l'eau est à 45°. T. 39°,7.

3 h. 5. — T. 41°. — Polypnée.

3 h. 10. — T. 41°,5. — Le chien est démuselé.

3 h. 12. — T. 41°,6. — Injection de 0^{gr},18 de lithium.

3 h. 20. — T. 42°. — Injection de 0^{gr},18 de lithium.

3 h. 27. — T. 42°, — Vomissements.

Injection de 0^{gr},18 de lithium.

3 h. 40. — Injection de 0^{gr},18 de lithium.

Vomissements.

3 h. 50, — Injection de 0^{gr},27 de lithium.

Le chien a en ce moment 0^{gr},175 de lithium métallique par kilogramme. — T. 41°,8.

4 h. 22. — T. 42°,8.

4 h. 30. — T. 42°,9. — Mouvements convulsifs cloniques généralisés, en tout semblables à ceux observés avec les autres chiens.

On sort le chien et on le place sous le robinet d'eau froide, les convulsions cessent au bout de cinq minutes.

4 h. 40. — T. 41°. — On replace l'animal dans la baignoire.

4 h. 55. — T. 41°,50. — Les mouvements respiratoires s'arrêtent, le cœur continue à battre pendant deux minutes.

Autopsie faite immédiatement. Rien à signaler, si ce n'est un peu de congestion pulmonaire. Pas la moindre ecchymose sous-pleurale.

Observation VII. — 15 *juin*. — Chien loulou adulte, 3^{kil},960.

5 h. 25. — T. 39°,10. — Injection de 0^{gr},12 de lithium.

Vomissements.

5 h. 40. — Injection de $0^{gr},12$.

Vomissements.

5 h. 50. — $0^{gr},12$ injectés. T. 38°,5.

6 heures. — Injection de $0^{gr},11$.

Le chien a reçu $0^{gr},12$ de lithium par kilogramme.

On le détache et on le laisse en liberté. Il marche bien, fuit quand on veut le prendre, mais il paraît fatigué.

Diarrhée.

16 *juin.* — Le chien pèse $3^{kil},540$. Cette diminution de 420 grammes s'explique par la diarrhée et les vomissements.

2 h. 40. — Il ne peut parvenir à se tenir sur ses pattes qui sont rigides. Couché sur le côté, il fait quelques efforts pour se mettre debout et ne parvient qu'à tomber de l'autre côté. Resp. 34 par minute.

Le rythme respiratoire est très irrégulier. L'animal fait 5 ou 6 inspirations rapides, puis 2 ou 3 très lentement.

Les membres sont secoués par de petits mouvements convulsifs très lents. L'oscillation est petite et met un certain temps pour se faire.

3 h. 15. — T. 34°,40. — Mis dans la baignoire à 44°.

3 h. 30. — T. 35°. — Polypnée réflexe.

Le chien est muselé.

3 h. 35. — T. 36°.

3 h. 45. — T. 37°,50.

Convulsions cloniques généralisées.

Expirations convulsives produisant des cris; la gueule se ferme brusquement comme par une secousse électrique. Les convulsions de la mâchoire s'étendent à tout le corps.

Le chien est sorti de la baignoire.

8 h. 47. — Les convulsions s'arrêtent. La respiration cesse, mais le cœur bat encore pendant une minute.

Autopsie faite une heure après.

Poumon congestionné. Pas la moindre ecchymose sous-pleurale. La congestion est générale mais plus intense aux bases.

Cœur. Ventricules remplis de caillots noirs. Myocarde souple.

Estomac et intestins complètement vides. Pas d'hémorrhagies ni d'ecchymoses.

Observation VIII. — 15 *juin.* — Jeune chien, $4^{kil},750$.

Injection de $0^{gr},12$ de lithium par kilogramme d'animal, faite rapidement en 35 minutes, et accompagnée de vomissements et de diarrhée.

L'injection terminée, le chien est détaché et mis en liberté. Il marche très bien, mais ses mouvements sont lents.

16 *juin.* — 2 h. 30. — Le chien est très affaibli; mais il se tient sur ses pattes. Diarrhée intense. — Poids, $4^{kil},270$. T. 38°,2.

4 h. 5. — T. 37°. — Muselé, attaché et placé dans la baignoire à 46°.

4 h. 10. — T. 38°. Le chien se débat violemment.
4 h. 14. — T. 39°.
4 h. 18. — T. 40°,6.
4 h. 20. — T. 41°,2. Démuselé. Polypnée très intense.
4 h. 22. — 41°,5.
4 h. 25. — 42°. La pupille se dilate.
4 h. 30. — Quelques petits mouvements convulsifs cloniques. T. 42°,50. Sorti de la baignoire.
4 h. 35. — Les mouvements respiratoires s'arrêtent, mais le cœur bat encore. T. 43°.
4 h. 38. — Le cœur ne bat plus. T. 43°,1.
4 h. 40. — T. 43°,2.
4 h. 50. — T. 43°. Autopsie. Rien à signaler.

Observation IX. — 19 *juin*. — Chien adulte, 5kil,440. Injection de 0gr,04 de lithium par kilogramme. Vomissements.
20 *juin*. — Poids 5kil,310.
3 h. 40. — T. 39°,5. Attaché, muselé et placé dans la baignoire.
3 h. 45. — T. 40°.
3 h. 55. — T. 41°. Démuselé.
4 heures. — T. 41°,2. Polypnée très intense.
4 h. 10. — T. 41°,5.
4 h. 15. — T. 41°,8.
4 h. 20. — T. 42°.
4 h. 24. — T. 42°,1.
4 h. 30. — T. 42°,1. Sorti de l'eau.
4 h. 32. — T. 42°.
4 h. 35. — Détaché et laissé en liberté.
Le chien se tient bien sur ses pattes, marche et boit un peu d'eau qu'on lui présente.
21 *juin*. — Le chien semble un peu fatigué, mais ne paraît pas très malade.
23 *juin*. — Bon état.
25 *juin*. — Le chien est complètement guéri.

Observation X. — 24 *juin*. — Chien adulte, loulou, 9kil,700. Injection de 0gr,05 de lithium par kilogramme d'animal, puis le chien est placé dans la baignoire.
10 h. 25. — T. 39°,3.
10 h. 40. — T. 40°,6. Le chien ne ferme pas les yeux si on passe la main devant les yeux, mais la cornée est sensible.
10 h. 48. — T. 41°,6. Démuselé. Polypnée très intense.
11 h. 5. — T. 41°,6.
11 h. 20. — T. 42°,5. Sorti de l'eau, il marche très bien et boit un

peu d'eau qu'on lui présente. La température n'a pas été à 42° ou au-dessus plus de dix minutes. Le maximum a été 42°,50.

25 *juin.* — Le chien paraît très fatigué, mouvements lents. Diarrhée intense. T. 37°,9. Poids : 8kil,900.

26 *juin.* — Même état.

27 *juin.* — Le chien paraît guéri. Il a servi à de nouvelles expériences.

Ces expériences montrent que l'hyperthermie vient modifier, d'une facon manifeste, la marche de l'intoxication par le chlorure de lithium. D'abord elle précipite la mort. Lorsque les chiens ont été surchauffés aussitôt après l'injection de doses qui ne doivent produire la mort qu'au bout de vingt-quatre heures, nous les avons vus mourir pendant l'expérience, ou, dans un délai très court, alors que l'hyperthermie seule, dans aucun cas, n'explique cette mort. Lorsque les chiens ne sont surchauffés que vingt-quatre heures après l'injection, la mort a été très rapide, et, dans les expériences IV et VII où il y avait hypothermie, 33° et 29°, une élévation thermique très faible, 37° et 32°, a amené rapidement la mort, qui, selon toute probabilité, serait survenue un peu plus tard, si l'on n'avait pas élevé la température.

Les expériences IX et X dans lesquelles 0,04 et 0,05 centigrammes de lithium, doses trop faibles pour amener la mort, 0,06 étant la dose mortelle minima [1], ont été injectés et n'ont pas produit la mort avec une hyperthermie de 42°, ces expériences, loin de contredire les faits que nous signalons, viennent au contraire se ranger dans la même loi. Dans la première partie de ce travail, nous avons montré que la température agit seulement sur la durée des actions toxiques, et que, si des doses faibles ont amené la mort à des températures élevées, et laissé vivre les grenouilles à des températures basses, c'est que, dans ce dernier cas, il faut aux réactions

1. Ch. Richet, « Act. physiol. des sels alcalins ». *Archives de physiologie* 1886, p. 140.

toxiques un temps beaucoup plus long, pendant lequel les grenouilles peuvent éliminer le poison. Or le chlorure de lithium s'élimine très lentement; M. Ch. Richet a montré que, chez les poissons, le lithium n'était pas éliminé au bout de neuf jours[1] : il en est, selon toute probabilité, de même chez le chien. Quelle que soit la température, la mort arrivera plus ou moins lentement, mais elle arrivera fatalement si la dose est suffisante; elle ne peut survenir avec 4 et 5 centigrammes, dose trop faible pour produire la mort des éléments anatomiques sur lesquels le lithium va porter son action.

L'hyperthermie chez des chiens lithinisés n'a pas seulement pour effet de précipiter la mort, elle fait naître un symptôme nouveau, ou plutôt exagère un symptôme existant déjà, des tremblements convulsifs et des contractures cloniques lentes, sans mouvement de la face et *sans coup de gueule*. Si, au contraire, on élève la température des chiens lithinisés, soit aussitôt après l'injection, soit vingt-quatre heures après, on voit toujours apparaître au bout d'un certain temps des attaques convulsives. En effet, comme le montre l'observation I, comme le montrent les expériences de M. Ch. Richet sur les sels alcalins, le chlorure de lithium, employé seul, amène la mort au bout de vingt-quatre à quarante-huit heures, après avoir produit un abattement général et des attaques convulsives. Ce sont alors des convulsions cloniques généralisées, s'accompagnant de mouvements de la face et de *coups de gueule*, complètement différentes de celles qu'on a notées chez les chiens lithinisés à la température normale, et qui se rapprocheraient, quoiqu'un peu moindres, de celles qu'on obtient avec la cocaïne.

Dans les observations III et VIII, la mort a suivi aussi de très près l'attaque convulsive. Dans tous ces cas, elle est sur-

1. Ch. Richet, « Act. physiol. des sels alcalins. » *Archives de physiol.*, 1886, p. 115.

venue par arrêt respiratoire, car toujours le cœur a continué à battre une ou deux minutes.

Ces convulsions ne peuvent être confondues avec les mouvements préagoniques. Il n'existe pas, en effet, de ces grandes inspirations que l'on observe dans les convulsions qui précèdent la mort.

Le refroidissement, même peu intense, a toujours amené soit la mort de l'animal, soit l'arrêt des convulsions; et, dans un cas, en réchauffant le chien, nous avons pu les faire apparaître de nouveau (Obs. V).

Si maintenant nous considérons que, à la température normale, il existe de petites convulsions lentes durant longtemps, et que l'hyperthermie a pour effet de rendre ces convulsions plus violentes, mais, en revanche, beaucoup plus courtes, nous sommes amené à penser que le travail chimique de l'intoxication par le lithium se manifeste par des convulsions, et que la chaleur, accélérant les réactions toxiques, fait que le même travail est produit dans un temps beaucoup plus court.

En un mot, pour prendre une comparaison qu'il ne faudrait pas pousser trop loin, l'hyperthermie réunit en quelques minutes toutes les convulsions que le lithium à froid produirait en plusieurs heures.

TROISIÈME PARTIE

NFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR L'ACTION ANTISEPTIQUE DU BICHLORURE DE MERCURE

En 1885, M. Ch. Richet présenta à la Société de biologie une note dans laquelle il disait que 5 centigrammes de bichlorure de mercure dans 1 000 grammes d'urine empêchent

la putréfaction, si l'on place cette urine à l'étuve à 43°, mais ne produisent aucun effet toxique à 15° [1].

Cette note provoqua une communication de M. Arloing [2], qui, quinze jours après, vint rappeler à la Société de biologie, qu'en collaboration avec M. Chauveau, il avait observé un fait analogue sur les microbes pathogènes. Une solution d'acide phénique à 3 p. 100 laisse subsister le virus de la *septicémie gangreneuse* après vingt-quatre heures à la température de 15° à 18°, tandis qu'elle la détruit en l'espace de six à huit heures à la température de 36° [3].

Dans la thèse de M. Truchot [4], faite sous l'inspiration de M. Arloing, on peut lire que la chaleur s'est montrée un adjuvant efficace de l'action antiseptique de l'acide borique et de l'acide phénique.

« Les résultats furent si nets, ajoute M. Arloing dans sa note de 1885 à la Société de biologie, que l'on entreprit des expériences pour déterminer jusqu'à quel point l'élévation de la température permettait d'abaisser le titre des solutions antiseptiques de sublimé, afin d'utiliser celles-ci sans redouter les fâcheux effets de l'hydrargyrisme. Malheureusement ces expériences n'ont pu être continuées, mais elles se poursuivent actuellement dans mon laboratoire. »

Nous avons repris les expériences de M. Ch. Richet et étudié l'action du bichlorure de mercure sur les microbes de la putréfaction de l'urine, à 20° et à 46°, et, sauf une légère différence dans les doses, nous avons obtenu des résultats identiques.

1. Ch. Richet. « De l'action toxique suivant la température. » *Bull. de la Société de biologie*, 18 avril 1885, p. 239.

2. Arloing, *Bull. de la Société de biologie*, 2 mai 1885, p. 275.

3. Ces recherches sont consignées dans la thèse de Courboulès, Lyon, 1883, et *Bulletin de l'Académie de médecine*, 1883. — Chauveau et Arloing. *Septicémie gangreneuse*, p. 613.

4. Thèse de Lyon, 1883.

Expérience I. — 31 *mai*. — Urine neutralisée avec de la potasse et filtrée.

Il est ajouté du sublimé de façon que l'urine contienne :

grammes.	
0,03	par litre.
0,04	
0,05	
0,06	
0,07	

4 flacons sont remplis avec chaque variété d'urine. La moitié est placée à 46°, l'autre moitié reste à la température du laboratoire 20° environ.

Le 2 juin.

degrés.	grammes.		degrés.	grammes.	
A 20°. . .	0,03	tous troubles, sauf un 0,04 et un 0,06.	A 46°. . .	0,03	troubles.
— . . .	0,04		— . . .	0,04	troubles.
— . . .	0,05		— . . .	0,05	1 limpide.
— . . .	0,06		— . . .	0,06	1 limpide.
— . . .	0,07		— . . .	0,07	2 limpides.

Les flacons restés limpides sont ensemencés avec une urine putréfiée.

Le 3 juin, à 20°, tous sont troubles.

A 46°, les flacons 0,05 et 0,06 sont légèrement troubles, 0,07 reste limpide.

Expérience II. — 2 *juin*. — Urine fraîche neutralisée avec potasse, puis filtrée.

Il est ajouté du sublimé, de façon que l'urine contienne :

grammes.	
0,06	de sublimé par litre.
0,07	
0,08	
0,09	

Ces divers liquides sont portés à 60° et filtrés de nouveau. Ensuite je remplis 4 flacons Pasteur de chaque variété, et les ensemence avec de l'urine putréfiée.

2 flacons de chaque espèce sont placés à l'étuve à 46°, et les autres restent à la température du laboratoire, 20° environ.

Le 5 juin, les flacons placés à 20° sont complètement troubles, ceux placés à 46° sont restés limpides.

Le 9 juin, ils sont encore limpides. Cependant on constate un léger dépôt opaque sur la paroi du verre, mais le liquide est tout à fait limpide.

Expérience III. — 7 *juin*. — Même expérience avec urine neutralisée par AzH^3, et contenant :

grammes.	
0,06	de sublimé pour 1000.
0,07	

Au bout de 48 heures, tous les flacons sont troubles, ceux restés à 20° semblent l'être un peu plus que les autres.

Expérience IV. — 9 *juin*. — Urine neutralisée avec AzH^3, puis filtrée. J'ajoute $0^{gr},05$ de bichlorure de mercure à toute l'urine, je la porte à 60° et la filtre. Puis j'ajoute de nouveau du sublimé de façon à obtenir de l'urine contenant :

grammes.	
0,07	de bichlorure de mercure par litre.
0,08	
0,09	
0,10	
0,11	
0,12	
0,15	

Quatre flacons sont remplis avec chaque variété et ensemencés avec de l'urine putréfiée. Puis, deux de chaque espèce sont placés à l'étuve à 46°, les autres sont laissés à la température du laboratoire, 20° environ. Le 11 juin, j'obtiens les résultats suivants :

degrés.	grammes.		degrés.	grammes.	
A 46°. .	0,07	limpides.	A 20°. .	0,07	les 2 troubles.
— . .	0,08	1 trouble.	— . .	0,08	
— . .	0,09	les 2 troubles	— . .	0,09	
— . .	0,10	les 2 troubles.	— . .	0,10	1 seul trouble.
— . .	0,11	limpides.	— . .	0,11	les 2 troubles.
— . .	0,12		— . .	0,12	limpides.
— . .	0,15		— . .	0,13	

J'ensemence de nouveau tous les flacons limpides, et le lendemain, 12 juin, je vois :

degrés.	grammes.		degrés.	grammes.	
A 46°.	0,07	troubles.	A 20°.	0,07	limpides.
—	0,08		—	0,08	
—	0,09		—	0,09	
—	0,10		—	0,10	
—	0,11	limpides.	—	0,11	
—	0,12		—	0,12	limpides.
—	0,15		—	0,15	

Des expériences comparatives faites avec de l'urine seule sans adjonction de sublimé montrent que les fermentations sont beaucoup plus actives à 46° qu'à 20°.

Expérience V. — 11 *juin.* — Urine neutralisée avec de la potasse, puis filtrée. J'ajoute 5 centigrammes de sublimé par litre à l'urine et la porte dans l'étuve à la température de 120°. Il se forme un précipité. Je filtre de nouveau et ajoute du sublimé de façon à avoir de l'urine contenant :

grammes.
0,07
0,08
0,09 } de $HgCl^2$ par litre.
0,10
0,11

Je remplis 4 flacons Pasteur de chaque variété d'urine, et les porte à l'étuve à la température de 120°.

Ces flacons ainsi stérilisés restent complètement limpides pendant plusieurs jours.

Le 14 juin, je les ensemence avec de l'urine putréfiée de la série du 9 juin. 2 flacons de chaque espèce sont placés à l'étuve et les autres restent à la température du laboratoire, 20° environ.

Le 18 juin :

A 46°. . . . Tous limpides.
A 20°. . . . Tous troubles.

Le 20 juin rien n'est changé.

On constate seulement que le verre des flacons est couvert d'un léger dépôt, mais le liquide est tout à fait limpide.

L'examen microscopique fait par M. Héricourt a montré qu'il existait des microbes dans tous les flacons, aussi bien ceux placés à 46° que ceux placés à 20°; mais à 20° ils étaient beaucoup plus nombreux; les liquides à 46° n'étaient pas de véritables cultures.

Le 23 juin, les flacons limpides à 46° sont ensemencés avec de l'urine putréfiée et sont placés à 20°.

Le 25 juin, la moitié environ de ces flacons sont troubles.

Expérience VI. — 20 *juin.* — Urine neutralisée avec potasse et filtrée. J'ajoute 10 centigrammes de sublimé par litre et porte cette urine à l'étuve à 120°.

Il se forme un précipité. Je filtre de nouveau. Je prépare la série :

grammes.
0,10
0,12 } de sublimé par litre.
0,15

Quatre flacons sont remplis de chaque variété et stérilisés à l'étuve à 120°.

Le 21 juin ces flacons sont ensemencés avec un flacon trouble de ma série du 11 juin.

Le 24 juin :

A 46°.	Tous limpides.
A 20°.	Tous troubles.

Le 25 juin j'ensemence les flacons limpides chauds avec un flacon trouble de la série du 11 juin, et je les laisse à la température du laboratoire.

Le 26 juin ils sont troubles.

Ces expériences montrent d'une façon évidente l'influence de la chaleur sur l'action antifermentescible du sublimé. Si l'urine ne contient aucune substance toxique, la température de 46°, loin de l'empêcher, favorise la putréfaction, qui à 20° est beaucoup moins rapide; ce fait nous a été démontré par plusieurs expériences comparatives.

Quand on ajoute 7, 8, 9 centigrammes de sublimé par 1 000 grammes d'urine, la putréfaction ne se produit pas à 46°, tandis que à 20° l'urine se trouble toujours au bout d'un temps plus ou moins long.

Si les chiffres obtenus par M. Ch. Richet, et ceux que nous avons obtenus nous-même, diffèrent entre eux, c'est qu'il est impossible de se placer toujours dans les mêmes conditions. L'urine n'est pas un liquide toujours identique. De plus, lorsque l'on met du sublimé dans l'urine, il se forme un précipité plus ou moins abondant suivant la composition de l'urine. Ce précipité, que l'on filtre, contient, suivant les cas, une quantité variable de substance toxique. Il ne faut pas, comme nous l'avons fait au début, alcaliniser les urines avec de l'AzH^3, car l'ammoniaque dissout les sels de mercure qui se précipitent lorsqu'elle se volatilise.

Quoi qu'il en soit, le fait principal est le même, et nos expériences peuvent se résumer ainsi. L'action toxique du

bichlorure de mercure sur les microbes de la putréfaction de l'urine est beaucoup plus considérable à 46° qu'à 20°, et d'après nos expériences nous pourrions dire que le sublimé est environ deux fois plus toxique à 46° qu'à 20°. En effet, dans l'expérience IV, on peut voir que 0,11 de sublimé à 20° n'ont pas empêché la putréfaction, tandis qu'elle a été arrêtée par 7 centigrammes.

Cette action toxique ne dépend que de la température ; car, si l'on ensemence, avec de l'urine putréfiée, les flacons restés limpides à 46°, et si on les place à 20°, le lendemain la putréfaction est des plus manifestes.

Ces résultats, ceux qu'ont obtenus MM. Arloing et Chauveau sur des microbes pathogènes avec le sublimé, l'acide phénique et l'acide borique, nous amènent à commenter certains faits d'observation clinique. M. Constantin Paul préconisait[1], il y a quelques années, dans le traitement de la blennorrhagie, les injections de sublimé au vingt millième. Il a observé, en outre, que les injections chaudes donnaient de meilleurs résultats que les froides. Il a expliqué ce fait en disant que le froid amène des contractions de la muqueuse, et empêche ainsi le liquide de pénétrer dans toutes les anfractuosités. Ne pouvons-nous remplacer cette explication par celle-ci : l'élévation de la température augmente l'action antiseptique du sublimé.

L'emploi des solutions antiseptiques chaudes ne présente aucun inconvénient ; on les a même employées pour éviter l'action du froid et pour rendre les plaies insensibles, car l'eau chaude anesthésie les tissus. Nous pensons que cet avantage de pouvoir abaisser le titre des solutions et diminuer les dangers d'intoxication, joint aux précédents, mérite de faire entrer dans la pratique chirurgicale l'usage des solutions antiseptiques chaudes.

De nouvelles recherches cependant sont nécessaires et valent la peine qu'on les fasse, pour déterminer exactement

1. *Annuaire de thérapeutique de* Bouchardat, 1889, p. 85.

dans quelles proportions le titre des solutions pourra être abaissé.

Conclusions.

On sait, depuis les découvertes de Cl. Bernard sur l'empoisonnement par l'oxyde de carbone, que les poisons portent leur action sur certains éléments anatomiques, et forment, avec les substances chimiques constituantes de ces éléments, des combinaisons qui abolissent leur fonction.

Ces combinaisons, ainsi qu'on pouvait le prévoir, se font suivant les lois de la chimie.

L'expérience directe a démontré d'ailleurs que, pour des substances qui portent leur action sur les mêmes éléments anatomiques, les doses mortelles sont proportionnelles non aux poids absolus, mais aux poids moléculaires[1]. Nous avons essayé de pousser un peu plus loin l'étude de ce phénomène, combinaison chimique des tissus avec les poisons.

Des expériences que nous avons faites nous pouvons conclure que :

1° *Toute élévation de la température organique a pour effet d'accélérer les réactions toxiques ;*

2° *A partir du moment où la dose de poison est suffisante, le temps nécessaire à la réaction toxique dépend de la température beaucoup plus que de la dose de poison employée. Ce temps est d'autant plus long que la température est plus basse, quelle que soit la dose ;*

3° *Pour les poisons qui s'éliminent rapidement, tout abaissement de la température organique a pour effet d'élever la dose mortelle, probablement en augmentant le temps nécessaire à la*

1. Ch. Richet, « Action physiol. des sels alcalins ». *Archives de physiol.*, 1886, p. 108.

réaction toxique et en permettant ainsi l'élimination d'une partie du poison.

Ces faits s'observent avec une évidence complète chez les grenouilles, animaux à sang froid, et chez les microbes de la putréfaction de l'urine, auxquels on peut, à volonté, faire subir des variations thermiques étendues.

Ils s'observent aussi chez les animaux à sang chaud dont la température normale est constante ; mais ici les difficultés expérimentales sont plus grandes et les résultats moins tranchés, quoique non moins positifs.

4° Il y a donc lieu de tenir compte, en thérapeutique, de la température de l'organisme dans l'emploi des médicaments.

XIV

UNE NOUVELLE FONCTION DU BULBE RACHIDIEN

RÉGULATION DE LA TEMPÉRATURE

PAR LA RESPIRATION[1]

Par M. Charles Richet.

Quoique, à diverses reprises, j'aie publié plusieurs expériences se rapportant à ce phénomène, je crois pouvoir les résumer ici, en y ajoutant des faits nouveaux, et surtout en présentant, aussi clairement que possible, l'ensemble de cette nouvelle fonction du bulbe.

1. Sur la dyspnée thermique, autrement dit l'influence de la température sur le rythme respiratoire, voici les indications bibliographiques que je peux donner :

Ackermann, *Deutsches Archiv für klinische Medicin,* octobre 1865, p. 360. — Goldstein, « Ueber Wärme-Dyspnöe, *Sitzungsber. der Würzburger phys. med. Gesellschaft*, 1872. — Mertschinski, « Ueber Wärme-Dyspnöe *Thèse inaugurale de Würzbourg* et *Sitz. der phys. med. Gesellschaft Würzbourg*, 1881. — Gad, « Wärme-Dyspnöe » (*Ibid.*, 1881). — Sihler, « On the so called Heat-Dyspnœa, *Journal of physiology*, 1879, t. II, pp. 191-202. — Senator, *Arch. für Phys.*, *Supp.* 1883, p. 206-209. — Ch. Richet, « Régulation de la chaleur par la respiration » *Bull. de la Soc. de biol.*, 9 août 1884, pp. 548-551 ; 31 juillet 1886, p. 397 et 16 juillet 1887, p. 483 et *Mém. de la Soc. de biol.* pour 1887, p. 25-35. — *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 4 août 1884, t. XCIX, p. 279, et 9 août 1887, t. CV, et *Revue scientifique*, 2e semestre 1887, p. 801.

Quand un chien respire dans un milieu dont la température n'est pas au-dessus de 30°, il respire 24 ou 30 fois par minute ; mais, si la température du milieu ambiant s'élève, sa respiration devient, presque subitement, 10 ou 12 fois plus fréquente, et il respire jusqu'à 350 et même, comme je l'ai constaté dans un cas, 400 fois par minute. Quand la respiration est aussi fréquente, elle ne peut plus être comptée par la seule inspection ou palpation des parois thoraciques ; il faut recourir à l'inscription graphique qui donne une image exacte de la respiration, pour la forme comme pour la fréquence.

Même à une observation superficielle, on peut constater que cette respiration fréquente n'est pas volontaire. En effet, un animal, un chien, par exemple, n'est pas maître de respirer lentement ou vite. Jamais, chez lui, la volonté et la spontanéité n'interviennent que s'il crie, ou s'il hurle, ou s'il appelle. Or tel n'est point le cas. Fatalement, la respiration s'accélère avec la température. Si l'on fait l'expérience sur soi-même, on voit que, même en essayant de respirer aussi vite que possible, on n'atteint jamais une fréquence qui dépasse 100 à 150 respirations. A vouloir respirer très vite, on respirera très irrégulièrement; car, après une courte période de 10 à 20 respirations superficielles et rapides, on sera forcé de faire une ou deux grandes inspirations profondes, qui dureront bien plus longtemps que les courtes respirations précédentes et qui alors interrompront le rythme fréquent. D'ailleurs, pour respirer aussi vite, il faut n'avoir pas besoin de respirer. Chaque fois qu'on a vraiment besoin de respirer, on fait une respiration profonde, et qui dure longtemps ; qui est par conséquent incompatible avec le rythme rapide.

Je donne ici un exemple de cette respiration extrêmement fréquente. Qu'on essaye sur soi-même d'imiter, même de loin, pareille régularité et pareille fréquence, et on sera étonné de son impuissance.

Pourtant ce chiffre de 400 par minute n'est pas incompatible avec ce que peuvent donner comme vitesse les muscles

volontaires; car l'expérience directe a prouvé qu'on peut exécuter un mouvement volontaire à peu près 11 fois par seconde au maximum, soit 660 fois par minute; mais pour la respiration il y a une difficulté spéciale qui empêche la rapidité de

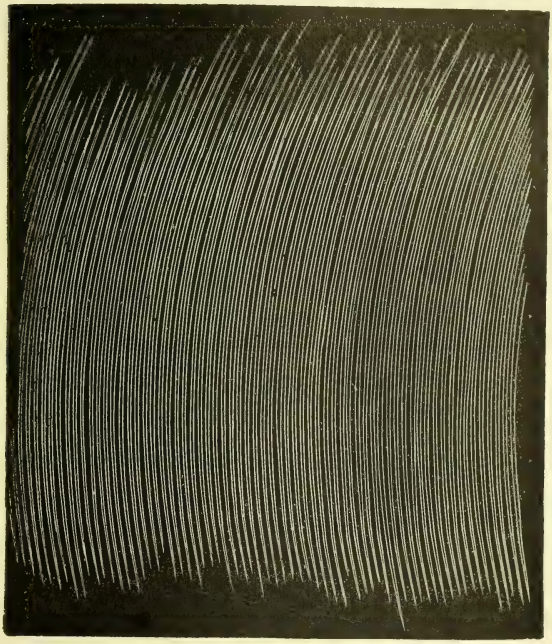

Fig. 75. — Polypnée d'un chien échauffé par le séjour à l'étuve[1].

Il était muselé, et sa température était de 43°. Les deux pneumogastriques avaient été coupés. On voit que la section des pneumogastriques n'empêche aucunement la polypnée.

ces contractions : c'est la profondeur de la respiration. Quand

1. Pour cette figure, comme pour toutes celles qui suivent, la lecture se fait de gauche à droite, et du haut vers le bas. L'inscription a été prise avec le cylindre enregistreur de M. Marey, animé de sa vitesse minimum, telle qu'un tour de cylindre est fait en une minute. Comme le papier du cylindre a $0^m,40$, il s'ensuit que $0^m,40$ représentent soixante secondes à peu près, autrement dit $0^m,01$ est une seconde et demie, ou une seconde est un peu moins de $0^m,007$.

Les graphiques de la respiration ont été pris en général, quand aucune indication contraire n'est donnée, avec le pneumographe de M. Marey.

Pour la figure 75, l'inscription a été prise avec le cardiographe appliqué sur le thorax.

une respiration est profonde, elle est forcément très longue. Or, dès qu'on a besoin de respirer, la respiration est profonde. Il faut donc de toute nécessité qu'on n'ait pas besoin de respirer pour respirer aussi vite.

Aussi les animaux, c'est-à-dire les chiens, qui ont cette respiration fréquente, ou *polypnée*[1], ne respirent-ils pas ainsi par un effort de volonté. C'est un réflexe impérieux qui commande ce rythme. Le réflexe est même chez les chiens tellement impérieux que, dès qu'ils sont en proie à la polypnée, ils ne peuvent plus faire autre chose. Les plus hargneux deviennent tranquilles, sans autre souci que d'exécuter des mouvements d'inspiration et d'expiration avec la plus grande vitesse possible.

Cette polypnée thermique est tantôt d'origine réflexe, tantôt d'origine centrale. Je ne reviens pas ici sur cette distinction que j'ai faite ailleurs. En effet, dans certains cas, la température rectale des chiens polypnéiques n'est pas modifiée, comme c'est le cas quand on met au soleil un chien respirant librement. Même au bout d'une heure, et plus encore, sa température ne s'élève pas, et cependant il est polypnéique. On ne peut donc attribuer sa polypnée à un échauffement du sang ou des centres nerveux. C'est par conséquent un phénomène réflexe.

Dans d'autres cas, au contraire, quand, par le chloral, on a supprimé toute activité réflexe de la moelle, le chien mis au soleil s'échauffe continuellement. Peu à peu sa température s'élève jusqu'à 41°. Alors survient de la polypnée, et c'est une polypnée qui n'est plus réflexe, mais centrale, due à l'échauffement des centres nerveux.

Ainsi la nature semble avoir employé deux procédés pour aboutir à la polypnée qui amène la réfrigération : d'abord la voie réflexe qui suffit dans les conditions ordinaires de la vie,

1. Tel est le terme que j'ai cru devoir employer; car l'expression de *dyspnée* est tout à fait inexacte. La respiration, au lieu d'être difficile, comme semblerait l'indiquer le mot dyspnée, est beaucoup plus facile qu'à l'état normal.

puis l'excitation centrale qui supplée à la fonction réflexe, dans le cas où l'activité réflexe a été insuffisante.

Si j'ai parlé d'une fonction nouvelle du bulbe, c'est qu'en effet cette action réfrigérante est tout à fait distincte de la fonction excito-motrice des muscles inspirateurs. Assurément c'est par la respiration que l'animal se refroidit; mais ce n'est pas pour respirer qu'il respire. L'échange chimique des gaz de la respiration n'est plus, ni directement ni indirectement, la cause de sa respiration.

Je vais successivement essayer de démontrer les faits suivants :

1° *L'animal se refroidit en respirant rapidement;*

2° *Cette polypnée entraîne la réfrigération par exhalation de vapeur d'eau;*

3° *La polypnée ne peut avoir lieu que si la pression à l'inspiration et à l'expiration est nulle;*

4° *Elle ne peut avoir lieu que si le chien est en état d'apnée;*

5° *Un excès d'acide carbonique dans le sang empêche la polypnée.*

I

L'animal se refroidit en respirant rapidement.

La démonstration la plus facile de cette loi se fera de la manière suivante :

Soit un chien, soumis à une cause d'échauffement, dont on empêche, par un procédé quelconque, la respiration de devenir polypnéique; on l'empêche, par cela même, de se refroidir.

Or il y a plusieurs procédés pour empêcher un chien de respirer fréquemment. Le plus simple est de le curariser, en pratiquant la respiration artificielle. L'expérience suivante est très positive.

J'ai exposé au soleil en même temps deux chiens, dont l'un était curarisé et dont l'autre était normal. Comme on peut le voir par le tracé ci-joint, en deux heures, chez le chien curarisé, la température s'est graduellement accrue et est arrivée à 43°,1, tandis que le chien normal est à 39°,5, sa température ayant plutôt légèrement baissé.

Le fait est d'autant plus significatif que les animaux curarisés tendent à se refroidir, et que, si, au lieu de le mettre au soleil, nous l'avions laissé attaché sur la table, au froid, en hiver, il se serait sans doute abaissé jusqu'à n'avoir plus que 30°.

Un autre moyen d'empêcher la polypnée est de museler l'animal. Par suite de conditions mécaniques dont je parlerai dans le chapitre III, les chiens muselés ne peuvent respirer

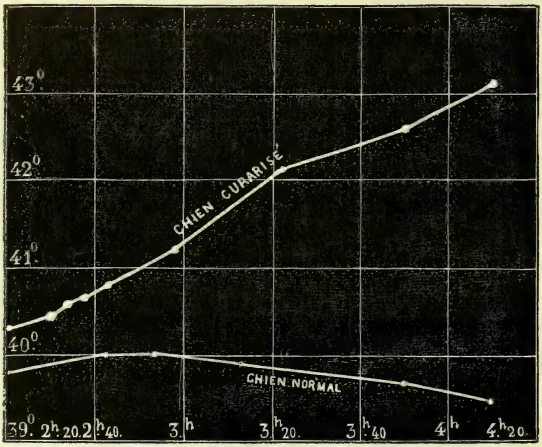

Fig. 76. — Courbes de température d'un chien curarisé et d'un chien normal.

Ils sont exposés tous deux simultanément au soleil. On voit que le chien curarisé s'échauffe, tandis que le chien intact ne s'échauffe pas, et même se refroidit quelque peu, par suite d'un excès de l'action hypothermisante de la polypnée.

A l'abscisse inférieure sont marqués les temps de 20 minutes en 20 minutes. A l'abscisse de gauche, les températures sont marquées par degrés.

fréquemment. Deux chiens sont mis au soleil dans une cour où la température à l'ombre est de 31°. Le chien muselé, après une heure quarante minutes, a une température qui a monté

de 39°,3 à 44°,5. Le chien non muselé, qui avait au début 39°, est à ce moment à 40°,55. Il est très anhélant, mais pas du tout malade; tandis que le chien muselé, qui n'a jamais pu respirer plus de 100 fois par minute, est mourant, avec des hémorrhagies intestinales, de la paraplégie et des vomissements sanguinolents.

Le graphique ci-joint (fig. 77) donne la démonstration for-

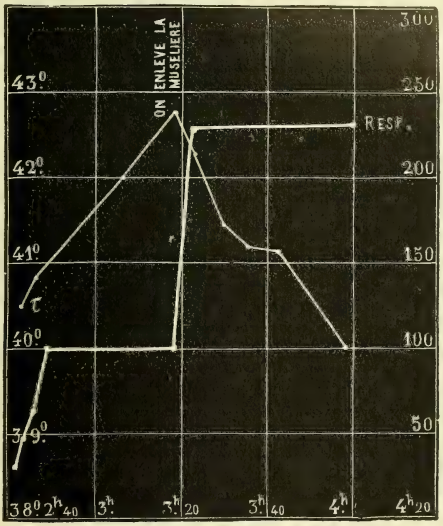

FIG. 77. — Courbes de la température et de la respiration d'un chien exposé au soleil.

On voit que, tant que l'animal a une muselière, il ne peut respirer avec rapidité. Le rythme ne dépasse pas 100 respirations par minute; alors sa température s'élève, et va jusqu'à 42°,8 en quarante minutes; mais, dès que la muselière est enlevée, un peu avant 3 h. 20 m., aussitôt le rythme croît énormément, et va à 240 par minute. En même temps, comme conséquence directe, la température baisse très vite. — Le rythme de la respiration est indiqué à l'abscisse de droite, en nombre de respirations par minute, tandis que la température est marquée à l'abscisse de gauche en degrés. Le rythme respiratoire est indiqué par un trait un peu plus fort que le trait qui indique la température.

melle de ce parallélisme entre le rythme respiratoire et la température. Un chien est mis au soleil à 2 h. 40 min., il est muselé, et sa respiration ne peut dépasser le rythme de 100 par minute; aussi sa température s'élève-t-elle (de 2 h. 40 min. à 3 h. 20 min.) jusqu'à 42°,8. Alors, on lui enlève la muselière.

Aussitôt le rythme s'accélère ; de 100, il monte à 240 ; en même temps, sa température s'abaisse et redescend à 40°.

Le troisième procédé dont nous disposons pour empêcher la polypnée, c'est de faire respirer l'animal dans un milieu chargé d'acide carbonique, ou encore, ce qui revient au même, de le faire respirer dans un milieu confiné. Je me servais à

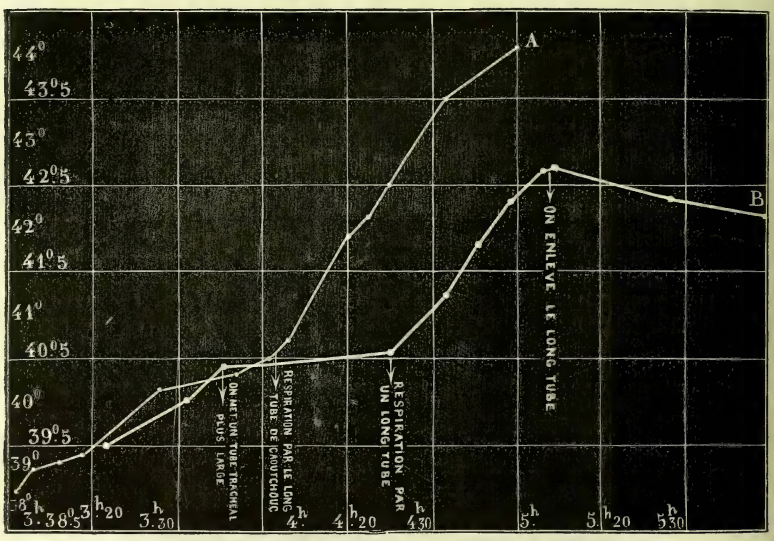

FIG. 78. — Courbes thermiques de deux chiens exposés au soleil à deux jours différents.

En bas, les temps ; à gauche, les températures rectales. La courbe B a été prise sur un chien qui avait d'abord dans la trachée un tube trachéal de largeur insuffisante. A 3 h. 35 m., on lui remet un tube plus large ; car, par le tube précédent, trop étroit, il ne pouvait respirer assez vite, et alors il s'échauffait, comme le montre l'ascension de sa courbe thermique de 3 h. 20 m. à 3 h. 40 m. A 4 h. 25 m., on le fait respirer par un tube de caoutchouc très long, ce qui équivaut à la respiration dans un milieu confiné, et ce qui fait monter sa température de 2° en une demi-heure. Dès qu'on a enlevé le tube, à 5 h. 10 m., la température se met à baisser, quoique assez lentement.

Pour la courbe A de l'autre chien, la température, qui avait monté seulement de 1°,5 en une heure, quand il respirait par le tube trachéal simple, s'est mise à monter très vite, à 4 heures, dès qu'on l'a fait respirer par le long tube de caoutchouc, soit de 3°,5 en une heure. C'est là une ascension énorme ; car ce sont précisément les dernières ascensions thermiques, au-dessus de 40°,5, qui sont le plus difficiles à atteindre. En effet, plus la température est élevée, plus la polypnée, et par conséquent le refroidissement, est énergique.

cet effet d'un moyen très simple qui consiste à adapter à la trachée un long tube de caoutchouc. Le va-et-vient de l'air expiré n'a lieu que partiellement, et l'animal respire dans un

milieu très pauvre en oxygène et très riche en acide carbonique. Alors les chiens ne peuvent respirer rapidement (voyez plus loin, chapitre IV). Quoi qu'il en soit de la cause même qui ralentit la respiration, elle n'est alors pas fréquente et l'animal ne peut se refroidir. Si l'on place au soleil deux chiens trachéotomisés tous deux, et tous deux attachés, se trouvant

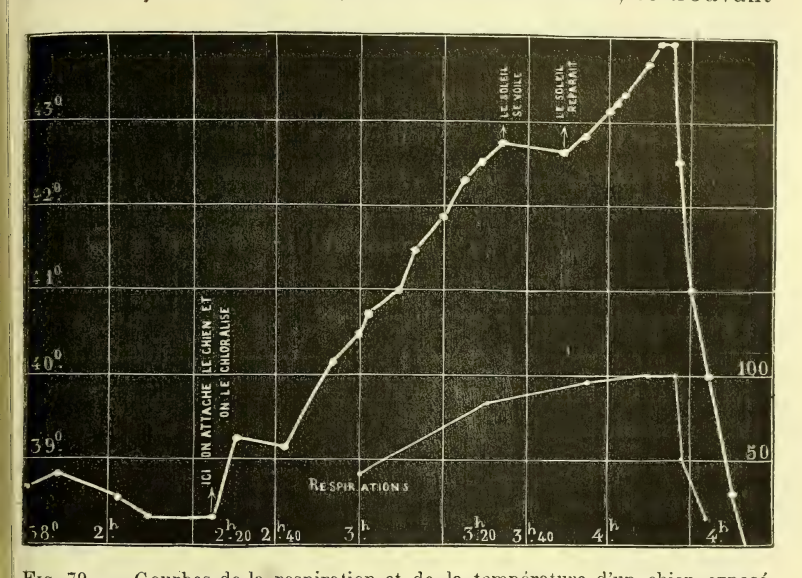

Fig. 79. — Courbes de la respiration et de la température d'un chien exposé au soleil et chloralisé.

Les respirations sont indiquées par la ligne inférieure en trait fin. A droite, sont marqués les chiffres indiquant le nombre des respirations par minute, nombre auquel, par conséquent, se rapporte la courbe des respirations. A gauche, sont marquées les températures, dont la courbe est d'un trait plus gros. Il s'agit d'un chien chloralisé. On voit que le rythme respiratoire ne dépasse pas 100, et conséquemment il ne peut y avoir de refroidissement suffisant.

par conséquent l'un et l'autre dans des conditions identiques, à cela près qu'il y a un long tube adapté à la trachée de l'un des deux, ce dernier ne pourra ni respirer fréquemment ni se refroidir (voyez la fig. 78).

Enfin, le quatrième et dernier procédé pour empêcher la polypnée réflexe, c'est la chloralisation du chien. En hiver, quand il n'y a pas de soleil, un chien chloralisé se refroidit, et même se refroidit très vite ; tandis qu'en été, par un soleil

ardent, un chien chloralisé s'échauffe. Comme le chloral a aboli toutes les actions réflexes, le réflexe thermique, qui normalement a lieu en partant de la peau échauffée pour se transmettre aux centres nerveux et de là au bulbe, ne peut plus se produire, et le chien continue à respirer lentement, comme si la température extérieure était basse; alors il s'échauffe, ainsi que l'indique le tracé ci-joint (fig. 79).

Toutefois, avec le chloral, le problème est assez compliqué, pour plusieurs raisons. Si à un chien respirant normalement on fait une injection intra-veineuse de chloral, la respiration devient d'abord, en même temps que plus petite et moins ample, beaucoup plus fréquente. On arrive ainsi jusqu'à l'anesthésie absolue et à la suppression de tous les réflexes. Mais, si l'on continue à le chloraliser, à un moment donné, on voit la respiration devenir subitement très rare, et même parfois cesser tout à fait. Si l'on ne fait pas alors la respiration artificielle, l'animal meurt d'asphyxie. Ainsi on ne peut pousser la chloralisation au-dessus d'une certaine dose sans de graves risques pour la vie de l'animal; il faut d'ailleurs, dans le cours d'une expérience, qui dure parfois deux ou trois heures, renouveler souvent la chloralisation, de manière à maintenir le chien tout à fait insensible et incapable de réflexes. Mais c'est la connaissance même de cette dose qui est très difficile ; car, pour peu qu'on dépasse la dose, on ralentit énormément, ou même on supprime complètement la respiration spontanée.

Le chloral agit surtout sur la polypnée réflexe, qu'il abolit entièrement, à dose forte; mais, pour peu que la dose ne soit pas très forte, la polypnée réflexe, quoique atténuée, persiste; d'autre part, il agit aussi sur la polypnée centrale, mais la dose de poison doit être alors extrêmement forte. A cette forte dose, il ralentit le rythme de la polypnée centrale, mais il ne suspend pas complètement la respiration. Pour peu qu'on augmente encore la dose, la respiration est supprimée et l'expérience est arrêtée. On peut donc dire, sans qu'il soit possible de donner des chiffres, que le chloral, à dose moyenne, ralentit

la polypnée réflexe, et que, à dose forte, il la supprime en modifiant à peine la polypnée centrale. A dose très forte, il diminue beaucoup la polypnée centrale; et enfin, à dose plus forte encore, il supprime absolument toute respiration.

Un autre mode d'action du chloral, c'est qu'il affaiblit énormément les mouvements des muscles. L'animal laisse retomber sa tête, et, épuisé, ne peut tirer la langue en avant et au dehors, pour que la pression à vaincre à l'expiration et à l'inspiration soit nulle. Aussi les observations faites sur les animaux chloralisés doivent-elles être accompagnées de la trachéotomie, qui fait que l'animal respire toujours avec une pression faible. Au point de vue de la pression à vaincre à l'expiration ou à l'inspiration, les chiens chloralisés non trachéotomisés respirent comme des chiens qui ont une muselière, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent ouvrir la gueule et respirer avec un minimum de pression.

Or, quel que soit le procédé qu'on emploie, toujours, dès qu'on empêche la polypnée, les chiens exposés au soleil ou mis dans l'étuve s'échauffent. Il paraît donc rationnel d'admettre que le refroidissement se fait par une respiration plus fréquente.

Cela peut se formuler ainsi : toutes les fois qu'on empêche de respirer fréquemment un chien exposé à une température extérieure élevée, il s'échauffe : au contraire, toutes les fois qu'on permet à un chien de respirer fréquemment, mis au soleil ou dans l'étuve, il ne s'échauffe pas.

Ainsi se trouve démontrée notre première proposition, que les chiens se refroidissent par la polypnée.

II

La polypnée entraîne la réfrigération par exhalation de vapeur d'eau.

Cette démonstration ne peut se faire qu'indirectement. En effet, quoique l'on constate que les chiens échauffés, mis sur la balance, perdent de leur poids des quantités considérables, comme l'indiquent les tracés que j'ai donnés dans un mémoire précédent, cette perte de poids ne peut être due à l'acide carbonique exhalé; car le gain en oxygène compense à très peu près la perte en acide carbonique, comme poids.

Donc, comme la transpiration cutanée est très faible, sinon nulle, cette perte de poids paraît devoir être due presque uniquement à l'exhalation d'eau par la respiration.

Il s'ensuit qu'en plaçant des animaux vivants sur une balance qui enregistre les pertes de poids, la courbe obtenue représente assez exactement l'exhalation aqueuse pulmonaire.

Or un chien fortement échauffé, qui respire fréquemment et qui se refroidit, perd beaucoup de son poids, ce qui revient à dire qu'il perd beaucoup d'eau. Un chien électrisé et dont la température s'est élevée à 43° a perdu de très grandes quantités de poids, comme le montrent les deux courbes données dans un des mémoires précédents[1].

Cette perte de poids a été, dans quelques cas, de 11 grammes par kilogramme et par heure ; ce qui fait, en adoptant le chiffre de 575 calories pour la vaporisation d'un gramme d'eau, un refroidissement de 6 400 calories environ, chiffre considérable, puisque la production de chaleur chez les chiens

1. Voy. plus haut.

de même taille n'est guère que de 2600 calories. C'est donc une perte totale de près de 3 800 calories.

Cette perte suffit pour expliquer le retour du chien à la température normale. En effet, pour un kilogramme de chien, en prenant, comme toutes les déterminations antérieures nous y autorisent, la chaleur spécifique de corps égale à 0,8, nous avons, de 43 à 39°, une perte en calories de 3 200, ce qui ne diffère pas trop du chiffre de 3 800, qui représente l'excès de la perte de chaleur par refroidissement sur la production normale.

Nous sommes forcés d'admettre que, s'il y a dans la respiration pulmonaire évaporation d'eau, passage de l'état liquide à l'état gazeux, il y a perte de chaleur. C'est une conséquence nécessaire d'une des lois les plus précises de la physique. Assurément une démonstration directe serait intéressante à entreprendre. J'ai tenté de la faire, mais je n'ai pas encore réussi.

Voici comment je la comprends : il faudrait mettre un chien dans un milieu à 40° environ, milieu absolument saturé de vapeur d'eau ; mais c'est cela même qui est très difficile à réaliser. Dans l'étuve que j'emploie, malgré la projection d'une grande quantité de vapeur d'eau, je n'ai pu arriver à saturer d'eau l'atmosphère de l'étuve. A l'hygromètre, je ne pouvais dépasser 75 ou à grand'peine 80 p. 100. On comprend que, dans ces conditions, le refroidissement par la polypnée puisse encore avoir lieu. De fait, même dans l'étuve à 45°, avec de la vapeur d'eau projetée en abondance, un chien, au bout d'une heure, ne s'échauffait pas sensiblement.

Malgré cette grave lacune et cette absence de démonstration directe, ou peut, je pense, regarder comme acquis que l'évaporation d'eau à la surface pulmonaire entraîne un refroidissement corrélatif à la quantité d'eau évaporée. De même que la transpiration cutanée, la transpiration pulmonaire amène le refroidissement. Ces deux fonctions sont régies par le bulbe rachidien qui commande, soit la sécrétion sudorale, soit la polypnée.

Mon but ici est surtout de montrer à quel point cette polypnée est indépendante de la respiration proprement dite. A l'état normal, la respiration est déterminée par le besoin de respirer, c'est-à-dire par le défaut d'oxygène ou l'excès d'acide carbonique dans le sang, et, par conséquent, dans le bulbe; mais, pour la polypnée de réfrigération, il y a un autre stimulus qui détermine les respirations. Ce stimulus, c'est tantôt l'excitation cutanée, qui agit par voie réflexe sur le bulbe, tantôt l'échauffement même du sang et du bulbe.

Donc c'est bien là, ainsi que l'indique le titre même de ce mémoire, une *nouvelle fonction* du bulbe. La fonction respiratoire proprement dite n'y est pour rien.

Nous avons dans ce cas l'exemple remarquable d'un appareil — l'appareil respiratoire — qui sert à deux effets distincts :

1° La *respiration* proprement dite, *phénomène chimique* avec échange gazeux;

2° La *polypnée*, *phénomène physique* avec exhalation d'eau et refroidissement.

D'ailleurs, l'altération soudaine, et presque sans transition, du rythme respiratoire, indique bien qu'il s'est produit un fait nouveau dans l'organisme. Les chiens, au moment où leur température centrale s'élève, ou bien au moment où l'excitation cutanée agit sur leurs centres bulbaires, ont presque subitement une respiration plus rapide. Ce n'est pas graduellement qu'ils se mettent à respirer aussi vite, c'est tout d'un coup. De 60, 70, 80 respirations par minute, leur rythme monte brusquement à 300 et 350. Après quelques essais de polypnée, essais plus ou moins prolongés, soudain la polypnée s'établit [1].

1. L'expérience est surtout saisissante sur les animaux dont les pneumogastriques ont été coupés. Alors le rythme respiratoire est très lent : environ 10, 12, 16 respirations, au maximum, par minute. S'ils sont exposés au soleil et échauffés, ils ne sont pas moins polypnéiques, 300 ou 350 respirations par

C'est cet état physiologique, nécessaire à la polypnée, que nous allons étudier.

III

La polypnée ne peut avoir lieu que si les pressions à l'inspiration et à l'expiration sont nulles.

En 1865, dans un mémoire important[1], M. Marey a démontré la loi suivante, qui régit le rythme respiratoire. *Plus la pression à vaincre l'effort d'inspiration est forte, plus le rythme respiratoire est ralenti.* De même, la pression à l'expiration ralentit l'expiration. M. Bert[2], puis, plus récemment, M. Langendorff[3], ont repris cette expérience, et l'ont confirmée. M. Langendorff croit avoir en outre prouvé que le phénomène est d'ordre réflexe, car il n'aurait plus lieu après la section des deux nerfs pneumogastriques, nerfs sensibles des poumons.

Comme la glotte est un orifice, plus ou moins resserré, offrant une certaine résistance, il s'ensuit que la respiration se faisant par la glotte est plus ralentie que lorsqu'elle se fait par la trachée. C'est ce qu'on vérifie facilement en faisant respirer un chien tantôt par la trachée ouverte, tantôt par la glotte. Dès qu'on ouvre la trachée, sa respiration, même normale, s'accélère. Afin de pouvoir reproduire l'expérience à volonté, j'ai employé l'artifice suivant. J'ai fait construire par M. Verdin une canule trachéale, en forme de T. Un bout est

minute; mais, fait remarquable, il n'y a pas de gradation, de transition, entre ces deux rythmes divers. Le rythme passe subitement de l'extrême fréquence à l'extrême lenteur. Ce sont deux respirations tout à fait distinctes, et on comprend qu'il s'agit de deux besoins de l'organisme qui sont bien différenciés : besoin d'oxygène pour la respiration lente, besoin de refroidissement pour la polypnée.

1. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. II, 1865, p. 425.
2. *Leçons sur la respiration*, leçon XXIII, p. 408 (fig. 98).
3. Langendorff et Seelig, *Archives* de Pfluger, t. XXXIX, p. 223-237.

adapté à la partie inférieure de la trachée. Un autre bout est placé dans le bout supérieur de la trachée complètement sectionnée. Quant à la troisième branche, faisant saillie au cou, et à laquelle on peut adapter un tube de caoutchouc ou tout autre appareil, elle est munie d'une tige intérieure, mobile, qui peut faire passer le courant aérien, soit par le dehors, soit par le bout supérieur de la trachée et la glotte, soit à la fois par la glotte et par le dehors.

Le but de cette disposition est de pouvoir diriger la respiration de l'animal soit par la glotte, soit par le dehors. Il suffit de pousser la tige mobile pour obtenir le passage par le dehors. En retirant un peu cette tige, le courant passe par la glotte, les narines et la gueule, absolument comme si le chien respirait normalement.

Dans ces conditions, l'expérience donne toujours le même résultat très net. Dès que le courant aérien passe par la trachée, la respiration devient plus rapide, que le chien soit ou non chloralisé. Au contraire, dès que la respiration ne se fait plus que par la glotte, le rythme se ralentit. C'est là une expérience des plus simples, qu'on peut facilement répéter dans les cours et qui montre que la résistance de la glotte et des voies aériennes supérieures n'est pas négligeable. Grâce à la disposition de cette canule trachéale en T, on peut, sur le même animal, 10 ou 20 fois de suite, toujours avec le même succès, répéter cette expérience, qui paraîtra décisive.

Si cette influence de la pression est nette quand il s'agit de la respiration normale, elle est bien plus évidente encore quand il s'agit de la polypnée. Alors, en effet, le ralentissement est remarquable. La fréquence de la respiration cesse dès que la pression augmente quelque peu. Les tracés suivants indiquent bien ce phénomène.

Dans les trois exemples graphiques qu'on a sous les yeux, il s'agit d'une augmentation de pression survenant pour des motifs divers.

Dans le premier cas (fig. 85), il s'agit d'un chien rendu po-

lypnéique par suite du séjour à l'étuve. Quand il respire par la trachée ouverte, la respiration est très fréquente; mais on adapte alors à sa trachée, en A, un tube de caoutchouc qui plonge dans le mercure au moyen d'une soupape de Muller. Alors aussitôt le rythme change, devient très lent, et prend la forme indiquée dans le graphique 2 de la même figure.

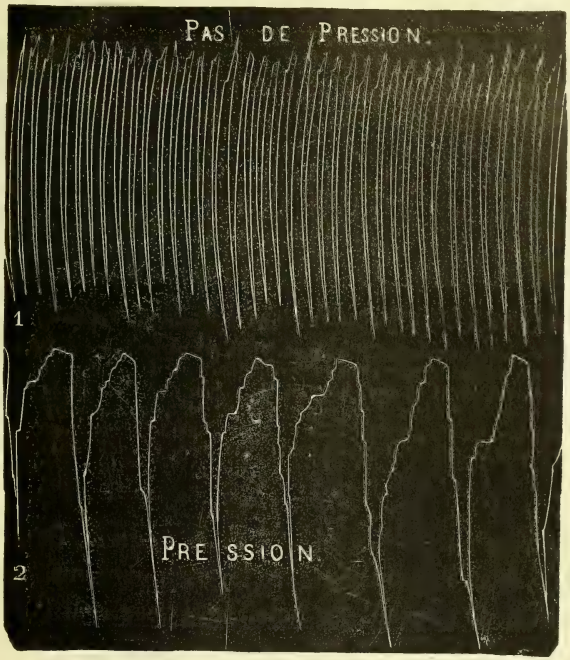

Fig. 80. — Influence de la pression sur le rythme respiratoire.

A la ligne supérieure (1), polypnée d'un chien mis dans l'étuve, et respirant par la trachée ouverte. A la ligne inférieure (2), on voit combien l'interposition d'une colonne de mercure, de 6 centimètres seulement, a modifié le rythme. On peut même suivre sur les saccades de la courbe l'influence des soubresauts du mercure dans le tube qui sert à la fois à l'inspiration et à l'expiration. C'est la démonstration de la loi de M. Marey; mais elle est bien plus facile à établir ainsi, c'est-à-dire quand on expérimente sur des animaux polypnéiques, que sur des animaux respirant normalement.

Dans la figure 81, on voit combien le fait de respirer avec ou sans muselière modifie le rythme de la respiration. La température de l'animal mis dans l'étuve depuis quelques instants est de 39°,4. Tant qu'il a une muselière, il ne peut

respirer qu'avec une grande lenteur. Mais, dès qu'on lui enlève la muselière, aussitôt le rythme s'accélère ; les respirations deviennent un peu moins amples, mais beaucoup plus fréquentes.

Enfin le troisième cas est tout à fait intéressant (fig. 82) ; il s'agit d'un chien chloralisé assez profondément, mais non suffisamment pour que l'élévation de sa propre température à

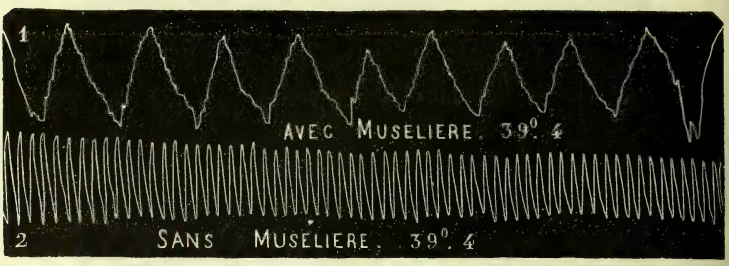

Fig. 81. — Influence de la pression sur le rythme.

Il s'agit d'un chien mis dans l'étuve muselé. Sa température est de 39°,4. Tant qu'il a une muselière, il ne peut respirer que lentement (ligne 1) ; on le laisse respirer librement (à la gauche de la ligne 1), et alors aussitôt le rythme s'accélère (ligne 2). L'amplitude des respirations va en diminuant de gauche à droite ; car, dans la polypnée, l'amplitude est toujours faible. On notera aussi qu'il s'agit là d'une polypnée franchement réflexe ; car la température rectale n'est que de 39°,4 ; donc, pas d'échauffement des centres nerveux.

42° ne détermine pas l'accélération du rythme. Comme il est chloralisé, la gueule ne peut être largement ouverte, ainsi que pour les chiens exposés au soleil, qui respirent en tirant la langue au dehors. Il est étendu sur la table, et, quoique polypnéique légèrement, respire la gueule fermée. Alors, en A, on lui tire la langue au dehors. Cette extension de la langue fait que la base de la langue ne vient plus s'appliquer sur l'ouverture de la glotte de manière à faire croître la résistance à l'air inspiré. Le résultat de cette traction de la langue est tout à fait remarquable. Le rythme s'accélère aussitôt, et les mouvements deviennent bien plus amples. En A, on laisse la langue retomber sur la glotte, et aussitôt le rythme lent reparaît.

Quand un chien est profondément chloralisé, il n'a plus que

des forces inspiratrices extrêmement faibles, et la moindre pression à vaincre suffit pour faire obstacle à ses inspirations. Les chirurgiens, quand ils pratiquent empiriquement, dans la chloroformisation profonde, l'extension de la langue, qui empêche l'asphyxie, agissent en diminuant la résistance à l'inspiration.

L'expérience suivante prouve la faiblesse des forces respiratoires chez les animaux profondément chloralisés.

Un chien profondément chloralisé ne respire plus, sans

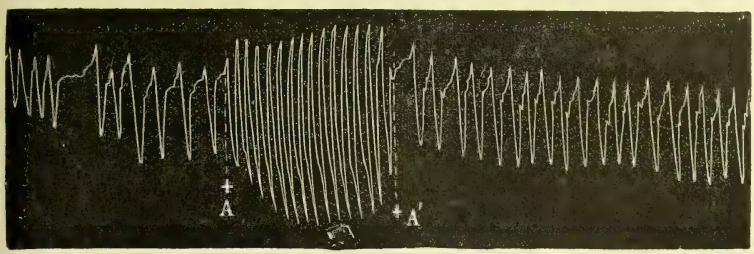

Fig. 82. — Influence de la pression sur le rythme.

Il s'agit d'un chien chloralisé et mis dans l'étuve. Il n'a pas été trachéotomisé; par conséquent, il respire par la glotte; mais, par suite de la chloralisation, il ne peut ouvrir largement la gueule et tirer la langue au dehors, comme les chiens normaux. Alors il y a une résistance qui se traduit par une polypnée très peu marquée. En A, de A à A', on lui tire fortement la langue au dehors avec une pince. Aussitôt le rythme change, et la polypnée apparaît, car la base de la langue ne vient plus faire obstacle à la glotte; et la pression à vaincre diminue. Dès qu'on laisse retomber la langue en arrière, le rythme plus lent revient. C'est sans doute une raison analogue qui fait que, dans la chloroformisation, il est bon de tirer au dehors la langue du patient. Ce n'est pas, comme on le dit vulgairement, parce qu'il *avale sa langue*; c'est parce qu'on diminue la pression à l'inspiration et à l'expiration, pression difficile à vaincre pour les sujets profondément anesthésiés.

faire d'ailleurs aucun mouvement asphyxique. Alors on lui fait la respiration artificielle en comprimant et relâchant alternativement le thorax. Il se remet à respirer; mais, tant qu'on ne lui tire pas la langue en avant, de manière à diminuer énormément la pression à vaincre, il ne peut pas continuer à respirer spontanément, et bientôt sa respiration s'arrête. Elle reprend de nouveau si on lui fait la respiration artificielle, et si, après l'avoir faite, on lui tire encore la langue au dehors. Autrement dit, il ne peut respirer spontanément que si l'on

diminue énormément la pression que ses muscles inspirateurs ont à vaincre pour respirer.

Dans d'autres cas aussi, j'ai vu qu'en faisant respirer un chien par la soupape de Muller on ne peut pousser le chloroforme ou le chloral aussi loin que s'il respirait par la trachée libre. Quand on fait respirer un chien par la soupape, si on ne veut pas le voir mourir d'asphyxie, il faut se garder de lui administrer des doses trop fortes de ces agents anesthésiques.

Il me paraît probable que, si l'on voit si souvent les chiens mourir par le chloroforme, c'est qu'on leur donne du chloroforme quand ils sont muselés. Qu'on les laisse respirer librement, et ils supportent le chloroforme, ainsi que je l'ai souvent constaté, presque aussi bien que l'homme.

Quoi qu'il en soit de cette impuissance relative des animaux chloralisés à vaincre une forte pression inspiratoire, il est clair, d'après tous les exemples que nous venons de donner, que le rythme et la pression sont dans un étroit rapport, et que la polypnée ne peut avoir lieu que si la pression est très faible. C'est pour cela, sans doute, que les chiens, au soleil, tirent la langue au dehors. Ce fait, observé par tout le monde, et d'observation même banale, a une signification précise : c'est la nécessité de diminuer la pression à vaincre, et de laisser largement ouvert l'orifice glottique, qui, à l'état normal, est recouvert par la base de la langue.

Ainsi s'explique très clairement, je pense, le mécanisme par lequel les chiens muselés, mis au soleil ou dans l'étuve, s'échauffent quand ils ont une muselière. Ils ne peuvent pas respirer vite et par conséquent se refroidir, puisque aussi bien le refroidissement ne se fait chez eux que par une respiration rapide.

IV

La polypnée ne peut avoir lieu que si le chien est en état d'apnée.

Je vais maintenant essayer de prouver que l'état d'apnée est tout à fait nécessaire pour qu'il y ait polypnée. C'est là le point le plus important du sujet que je traite ici : car cela revient à prouver qu'il y a dans cette réfrigération une adaptation du bulbe respiratoire à la fonction thermique, c'est-à-dire une fonction spéciale du bulbe, que je crois pouvoir dire nouvelle, puisqu'elle n'est pas étudiée dans les traités classiques ou les mémoires de physiologie.

A l'état normal, le bulbe provoque les inspirations pour amener des échanges gazeux du sang. Si je démontre que ce n'est pas l'état chimique du sang qui détermine les respirations rapides de la polypnée, j'aurai par cela même établi que la polypnée est une fonction non chimique, mais physique, et, dans une certaine mesure, indépendante des échanges pulmonaires gazeux.

Les expériences qu'on peut faire à cet égard sont nombreuses et convaincantes. En voici deux plus particulièrement caractéristiques :

Un chien rendu polypnéique, soit par l'exposition au soleil, soit par le séjour dans l'étuve, soit par la tétanisation électrique, a une respiration fréquente qui peut aller jusqu'à 350 respirations par minute. Si alors, brusquement, on oblitère sa trachée, sa respiration restera aussi fréquente. Elle sera à peine modifiée. Cependant c'est une respiration qui est absolument inefficace au point de vue chimique, puisque la trachée est oblitérée, et que la circulation de l'air ne se fait plus. Pendant une ou deux minutes, le rythme restera le

même, toujours très rapide, et cependant il y a absence complète de renouvellement de l'air.

Si le chien peut ainsi respirer pendant deux minutes sans éprouver même un commencement d'asphyxie, c'est que son sang était abondamment pourvu d'oxygène. Par conséquent, ce n'est pas le besoin d'oxygène qui déterminait les mouvements d'inspiration.

Ce dernier fait est bien important, et il semble en désac-

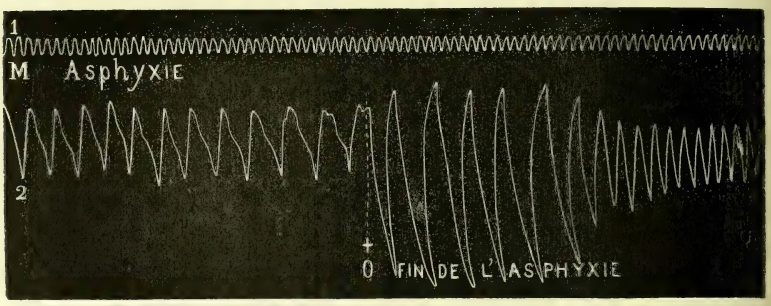

Fig. 83. — Influence de l'asphyxie sur la polypnée.

Chien échauffé et polypnéique; il est trachéotomisé. Pendant qu'il respire par la trachée, on lui oblitère la trachée en M, ligne 1, à gauche. Quoique la respiration soit tout à fait inefficace, puisque l'air ne peut pas pénétrer, la polypnée continue avec le même rythme, très fréquent. L'état d'apnée fait que la respiration inefficace se prolonge ainsi pendant une minute environ, soit un tour du cylindre. Mais, peu à peu, la respiration se ralentit, comme on voit à la ligne 2; alors, en O, on rouvre la trachée. Les respirations deviennent plus amples. puis plus faibles, en même temps que plus fréquentes; le rythme s'accélère et tend à revenir au type polypnéique comme il existe à la ligne 1, On voit à la droite de la ligne 2 revenir la rapidité des respirations, en même temps que le sang se sature d'oxygène.

Ce graphique démontre formellement que, dans la polypnée, il y a une apnée, et que le stimulus respiratoire dans ce cas n'est aucunement une altération chimique du sang, comme cela existe à l'état normal, dans la respiration régulière; de plus, on voit qu'il y a impossibilité pour l'animal d'être polypnéique, quand il n'y a pas d'apnée.

cord avec l'opinion classique. En effet, on admet, en général, que ce qui détermine l'inspiration, c'est le besoin d'oxygène. Mais, ici, il est évident que cette cause ne peut être invoquée, puisque le sang est saturé d'oxygène et que l'asphyxie ne survient pas quand on supprime soudain l'abord de l'oxygène dans le poumon. Ainsi nous avons là une sorte de paradoxe physiologique : une respiration qui se fait sans être nécessitée par une altération humorale du sang. Le chien respire, sans

avoir besoin de respirer. Il respire pour se refroidir, tantôt par un réflexe impérieux, venant de la périphérie, tantôt par une excitation centrale de nature thermique.

Mais, comme l'indique la figure 83, bientôt la provision d'oxygène s'épuise, et alors le rythme respiratoire devient de plus en plus lent. En même temps, la forme des respirations change. Les inspirations sont plus profondes, et les effets de l'asphyxie commencent à apparaître. Dès que l'apnée a cessé, la polypnée disparaît. Elle n'a lieu que si l'apnée est complète.

Si, alors, on rétablit la libre circulation de l'air dans la trachée, le rythme devient polypnéique, mais non pas immédiatement. Il faut que l'apnée soit revenue pour que le rythme polypnéique reparaisse. Or l'apnée ne peut être immédiate. Elle ne peut survenir qu'au bout de une, deux ou trois minutes, quand, par une série d'inspirations successivement accélérées, le sang s'est de nouveau saturé d'oxygène ou dépourvu d'acide carbonique.

Il semble qu'il y ait une sorte d'antinomie entre la respiration asphyxique et la respiration polypnéique. L'asphyxie amène de grandes et lentes respirations. La polypnée thermique amène une série de petites, superficielles et très fréquentes respirations.

Qu'on le remarque bien, l'oblitération de la trachée est un phénomène physique qui, en une seconde, modifie les conditions de la respiration. Pourtant le rythme polypnéique n'est modifié qu'une minute après. De même, quand on rétablit la circulation de l'air, le changement de pression — changement physique — a lieu dans l'espace d'une seconde, et pourtant la polypnée ne revient qu'une minute après. C'est donc une cause, non pas physique, mais chimique, qui amène ces changements dans le rythme respiratoire; et la seule cause qu'on puisse invoquer pour expliquer l'arrêt progressif de la polypnée, c'est l'état asphyxique du sang, incompatible avec la polypnée.

L'autre expérience caractéristique est la suivante :

Si, à un chien polypnéique et respirant par la trachée ouverte, on adapte à la trachée un tube de caoutchouc d'une certaine longueur — de 50 centimètres à 1 mètre — la respiration va se modifier graduellement. Pendant les premières

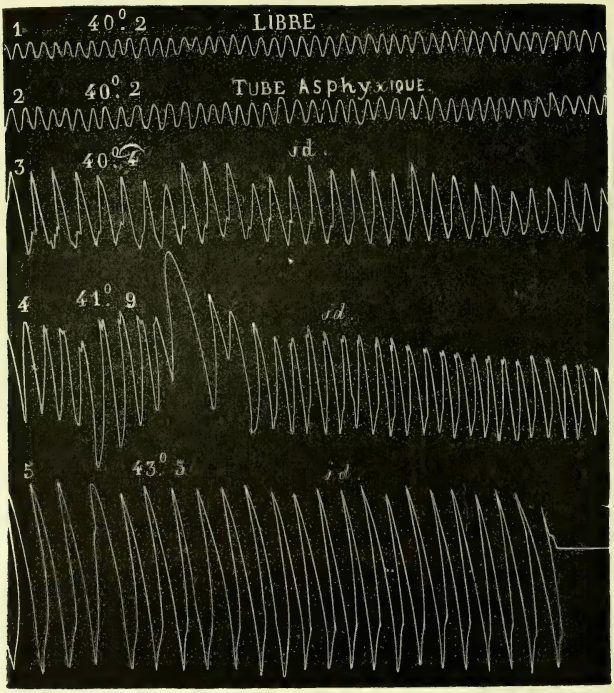

Fig. 84. — Influence de l'asphyxie sur la polypnée.

Chien échauffé par le séjour au soleil. Il est trachéotomisé, et, dans la ligne 1, respire par la trachée ouverte. Entre la ligne 1 et la ligne 2, on a adapté à la canule un long tube de caoutchouc. Alors, peu à peu, le rythme change et devient successivement plus lent, quoique la température aille en croissant, et même en croissant assez vite, car il ne peut avoir de polypnée pour se refroidir. En même temps, les respirations sont de plus en plus amples; il n'y a pas asphyxie, mais impossibilité de polypnée.

minutes, le rythme sera conservé ; mais peu à peu le rythme se ralentit, restant toujours bien plus fréquent qu'à l'état normal, mais n'atteignant pas la fréquence extrême du début, alors que la respiration se faisait par la seule canule trachéale.

Le tracé graphique ci-joint en donne un exemple, et la légende explicative suffit pour le faire comprendre ; mais voici en outre quelques chiffres. Un chien trachéotomisé est mis au soleil. Sa température est de 40°,2 ; son rythme respiratoire de 240. Alors on le fait respirer par le tube de caoutchouc. Le rythme reste d'abord à 240 ; puis il descend successivement à 160, 144, 132, 128, et cependant la température s'est élevée graduellement à 40°,2, 40°,35, 40°.50, 41°,9 et 43°,55 ; il aurait eu, au contraire, une polypnée progressive s'il n'avait pas respiré par le long tube asphyxique.

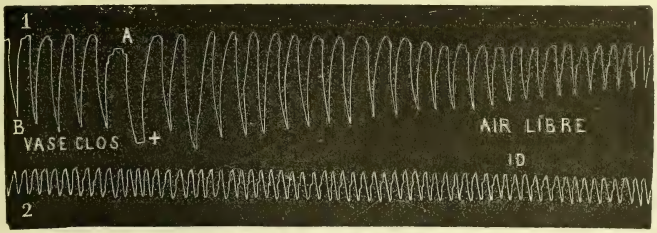

Fig. 85 (figure réduite de moitié). — Influence de l'asphyxie sur la polypnée.

Chien échauffé, respirant en vase clos un mélange d'oxygène et d'acide carbonique, contenant 40 parties d'acide carbonique pour 60 parties d'oxygène. Tant qu'il respire ce mélange, il a une respiration assez lente, ligne 1 de B à H. En A, on le fait respirer à l'air libre : alors le rythme change, non pas immédiatement, mais *graduellement*, comme on le voit vers la fin de la ligne 1 et à la ligne 2. Ce tracé prouve, comme le tracé précédent, que la polypnée est incompatible avec la respiration d'un air riche en acide carbonique.

Un chien dont la température a été, par tétanisation, portée à 42°,5, respire 232 fois par minute. Alors on le fait respirer par le tube, et successivement on voit, minute par minute, sa température restant au-dessus de 41°,5, le rythme devenir 168, 132, 128, 124, 116, 112, 108, 100, 88, 78, 68, 64, 52. Alors on le laisse respirer librement, et son rythme revient à 232, comme avant la respiration par le tube.

La respiration dans ce tube de caoutchouc, que j'appellerais volontiers tube asphyxique, est identique à la respiration dans un milieu confiné. Le va-et-vient de l'air inspiré et expiré ne peut s'établir dans le long tube que d'une manière imparfaite, de sorte que l'animal inspire de l'air qui est déjà al-

téré par un défaut d'oxygène et un excès d'acide carbonique. Si le tube était plus long encore, le chien finirait par mourir asphyxié, comme s'il respirait dans un vase clos. Les conditions physiques sont ce qu'elles étaient quand l'animal respirait à l'air libre (car il ne faut pas tenir compte, comme résis-sistance, du frottement de l'air dans le tube). Il n'y a que les conditions chimiques qui aient changé. Or cela suffit pour que le rythme polypnéique cesse, et soit remplacé par un rythme plus lent.

Ces deux expériences prouvent donc d'une manière tout à fait certaine que la polypnée ne se produit que si le chien

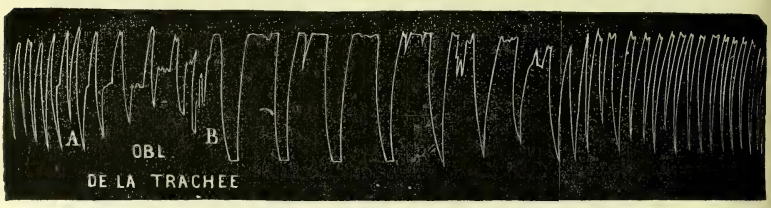

Fig. 86 (figure réduite de moitié). — Influence de l'asphyxie sur la polypnée.

Chien échauffé, ayant une respiration incomplètement polypnéique, à gauche de la figure, avant A. Alors on lui oblitère la trachée de A à B; mais, comme il n'était pas en état d'apnée, aussitôt le rythme est changé. En B, on redonne la liberté à la trachée: pendant quelque temps, la respiration reste ralentie, mais bientôt elle reprend le type précédent de polypnée incomplète.

respire un air riche en oxygène et pauvre en acide carbonique.

Jusqu'ici, nous n'avons pas étudié l'influence des nerfs vagues sur ces phénomènes. Or, on sait, d'une part, que les nerfs vagues sont les nerfs sensibles des poumons, et que des actions réflexes, nombreuses et importantes, ont lieu des poumons aux centres nerveux. En outre, quand on a sectionné les deux nerfs vagues, la respiration devient très lente. Il est intéressant de voir ce que devient la polypnée dans le cas de la section des deux nerfs vagues.

A cet égard, toutes les expériences sont très nettes; *la polypnée n'est pas modifiée.*

Non seulement la polypnée n'est pas modifiée ; mais encore

toutes les expériences rapportées ci-dessus, sur l'influence du tube asphyxique, donnent mêmes résultats. Avec le tube de caoutchouc, la respiration se ralentit, sur un chien aux pneumogastriques coupés, comme sur un chien normal.

On peut donc en conclure, presque en toute certitude, que, d'une part, la polypnée et, d'autre part, l'arrêt de la polypnée par la semi-asphyxie, ne sont pas des phénomènes réflexes, ayant l'extrémité des nerfs vagues comme point de départ, puisque les nerfs vagues ne sont plus là pour envoyer aux centres nerveux l'excitation intra-pulmonaire. C'est donc bien un effet chimique, portant directement sur le bulbe, qui détermine la cessation de la polypnée.

Quoique ces faits soient suffisants, pensons-nous, pour établir que l'apnée est nécessaire à la polypnée, voici un autre ordre de phénomènes qui complète la démonstration. Il s'agit du tétanos électrique qui élève la température des chiens. Dans ce cas, il n'y a aucune modification des qualités de l'air inspiré. On ne peut donc invoquer que les modifications du sang, et non celles de l'air inspiré, pour expliquer les changements de rythme produits.

Quand un chien, avec la trachée ouverte, est fortement électrisé, sa température s'élève très vite, malgré la polypnée qui se produit, et elle monte en moins d'une heure à 44° ou 44°,5, de manière à être mortelle. S'il n'y avait pas une cause quelconque de ralentissement du rythme, le rythme irait en croissant avec la température de l'animal ; mais il n'en est pas ainsi, et on n'observe pas de parallélisme absolu entre l'élévation thermique et l'accroissement du rythme.

En effet, un chien électrisé ne respire pas aussi vite qu'un chien ayant même température, et non électrisé. Cependant, si la cause du rythme fréquent était dans les altérations chimiques du sang par l'excès d'acide carbonique ou le défaut d'oxygène, c'est le contraire qu'on devrait constater, puisque, par l'électrisation, nous avons énormément augmenté les échanges chimiques interstitiels. Or, chez les chiens électri-

sés, la polypnée diminue et cesse presque : c'est donc que l'excès de l'acide carbonique produit par les combustions musculaires diminue la polypnée au lieu de l'augmenter, comme on l'eût supposé *a priori*.

On pourrait objecter que l'électrisation ralentit la respira-

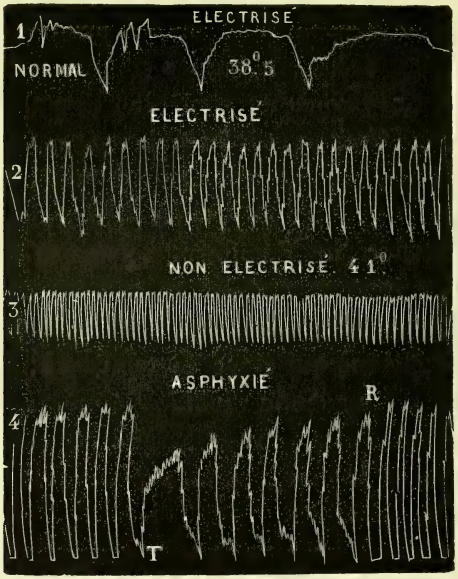

FIG. 87 (figure réduite de moitié). — Influence de l'électrisation et de l'asphyxie sur la polypnée.

En haut, ligne 1, tracé respiratoire normal. L'animal est ensuite électrisé, et sa température s'élève alors à 41°. Pendant cette hyperthermie, il continue à être électrisé. Sur la ligne 2, on voit, en même temps que la polypnée, les tremblements musculaires déterminés par la violente excitation électrique.

Sur la ligne 3, l'électrisation a cessé, et alors, par suite d'un moindre excès d'acide carbonique dans le sang, la polypnée apparaît.

On continue encore à l'électriser; à la ligne 4, à gauche, entre 4 et T, on voit que l'électrisation a pour effet de rendre les respirations à la fois plus lentes et plus profondes, quoique la température soit toujours au-dessus de 41°,

En T, on oblitère la trachée : de T à R, la trachée redevient libre. Tout le temps très court qu'a duré cette asphyxie, le ralentissement a été augmenté. Mais le rythme, incomplètement polypnéique, revient quand la trachée est libérée.

Ce tracé montre que l'électrisation ralentit la polypnée, probablement parce qu'elle amène la formation d'un grand excès d'acide carbonique.

tion soit par une action d'arrêt sur les centres nerveux, soit par la contracture violente des muscles inspirateurs électrisés. Mais cette explication n'est pas admissible; car, s'il en était

ainsi, on verrait, quand l'électrisation a cessé, immédiatement le rythme se relever, de manière à revenir au rythme normal; mais ce retour ne se fait que graduellement, avec la lenteur d'un phénomène chimique qui met du temps à s'établir. Si c'était un phénomène d'arrêt, immédiatement après que l'électricité a cessé, la polypnée reviendrait.

Or ce n'est pas le cas, comme le montre l'expérience suivante : un chien électrisé a un rythme de 104 respirations par minute. Alors on cesse l'électricité. La température reste

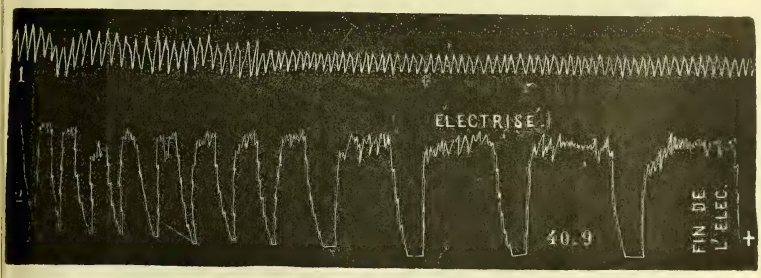

Fig. 88. — Influence de l'électrisation sur la polypnée.

A la ligne 1, polypnée d'un chien échauffé par l'électrisation, dont les pneumogastriques ont été coupés et dont la trachée est ouverte. A la ligne 1, il n'est pas électrisé et respire par la trachée ouverte. A la ligne 2, on voit les effets de l'électricité. On a commencé l'électrisation entre les deux lignes, c'est-à-dire un quart de minute environ avant le début à gauche de la ligne 2. La polypnée cesse et est remplacée par une respiration qui devient de plus en plus lente et qui tend à prendre le type respiratoire des animaux dont les pneumogastriques ont été coupés.

stationnaire; mais le rythme s'accélère et devient, minute par minute, 158, 208, 224, 228.

Nous examinerons tout à l'heure si cet arrêt de la polypnée est un effet de l'excès d'acide carbonique ou du défaut d'oxygène. Contentons-nous, pour le moment, d'établir que c'est un phénomène d'ordre chimique, l'altération du sang qui irrigue le bulbe.

Pour cette expérience de l'électrisation, la section des nerfs vagues donne des résultats intéressants. A vrai dire, le phénomène essentiellement n'a pas changé : c'est toujours l'arrêt de la polypnée par l'état asphyxique du sang; mais les manifestations sont beaucoup plus évidentes.

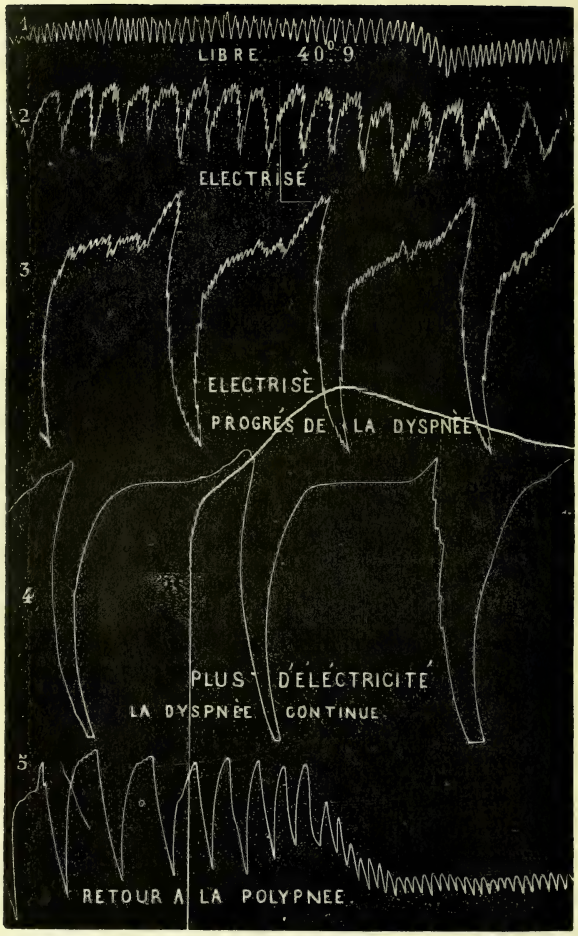

FIG. 88 *bis* (figure réduite de moitié). — Influence de l'électrisation sur la polypnée.

Répétition de la même expérience sur le même chien, trachéotomisé et aux deux pneumogastriques coupés. En haut, polypnée, alors qu'il peut respirer librement. Entre les lignes 1 et 2, on a commencé à l'électriser; d'ailleurs, dans ce tracé, les lignes sont inscrites successivement, minute par minute, sans qu'il y ait entre deux lignes de la figure un intervalle plus grand que celui qu'il faut pour que le cylindre fasse un tour complet. La ligne 2 montre les effets de l'électrisation : elle ralentit les respirations et les rend de plus en plus lentes et profondes, si bien qu'à la ligne 3 elles ont à peu près repris le type de la respiration des chiens aux nerfs vagues sectionnés. On voit les tremblements musculaires marqués sur le tracé. — Entre la ligne 3 et la ligne 4, on a cessé l'électrisation. Cependant, la dyspnée (type des pneumogastriques coupés) continue. Cela prouve bien que, si l'électricité arrête la polypnée, ce n'est pas directement, mais par une action chimique, accumulation dans le sang d'acide carbonique qui ne peut disparaître que peu à peu. A la ligne 5, on voit que la respiration devient de plus en plus fréquente, pour reprendre très franchement à la droite de cette ligne 5 le type polypnéique du début. Ce tracé prouve, d'une part, que cette polypnée due à l'hyperthermie électrique n'était pas réflexe, mais centrale; d'autre part, que l'acide carbonique et l'asphyxie agissent, non par voie réflexe, mais par voie centrale. Tous ces phénomènes sont en définitive des modalités de l'automatisme bulbaire modifié par les qualités du sang, teneur en CO_2 et en O.

Soit un chien dont les deux pneumogastriques ont été coupés. Il est soumis à la tétanisation électrique. D'abord, sa respiration est lente, comme celle de tous les chiens qui n'ont plus leurs nerfs vagues ; mais peu à peu l'excitation violente de ses muscles, avec contractions toniques et cloniques, répétées et énergiques, détermine une hyperthermie qui provoque une tendance à la polypnée. Mais cette polypnée ne peut s'établir pleinement tant que dure l'électrisation. Au contraire, dès qu'on cesse l'électrisation, aussitôt la polypnée revient, et elle persiste tant que la température de ce chien est au-dessus de 40°.

Si, alors, soudain on l'électrise de nouveau, on voit graduellement cesser la polypnée, et, malgré l'élévation thermique de son corps, la respiration devient de plus en plus lente, au point même de reprendre le rythme habituel des chiens aux pneumogastriques sectionnés. Ce qu'il y a dans cette expérience, maintes fois répétée, de remarquable, c'est que la dyspnée produite par l'électrisation ne disparaît pas immédiatement. Quand on arrête l'électrisation, la dyspnée continue pendant quelques minutes ; puis, assez brusquement, la polypnée reparaît.

Les figures 14 et 14 *bis* en donnent l'exemple.

Il me semble que rien ne peut mieux prouver à quel point l'arrêt de la polypnée est un phénomène d'ordre chimique qui se passe dans l'intimité du bulbe, et qui est de nature non réflexe, mais centrale. En effet, les qualités de l'air extérieur n'ont pas changé ; ce qui a changé, c'est uniquement la composition du sang modifié par l'accroissement des combustions musculaires.

Quand les pneumogastriques sont intacts, on voit bien quelque chose d'analogue ; il se fait un certain ralentissement qui persiste assez longtemps, soit après l'asphyxie, soit après l'électrisation ; mais l'effet est moins net et surtout moins prolongé qu'après la section des vagues.

Pour expliquer cette différence, il faut recourir à l'hypo-

thèse de Rosenthal, hypothèse à peu près universellement adoptée, que les nerfs vagues contiennent des filets centripètes qui arrêtent l'effort d'inspiration, de sorte que, dans une inspiration normale, chaque effort inspiratoire est arrêté par l'excitation que détermine dans le poumon, sur les terminaisons des vagues, le courant de l'air inspiré.

On comprend alors ce qui se produit dans notre expé-

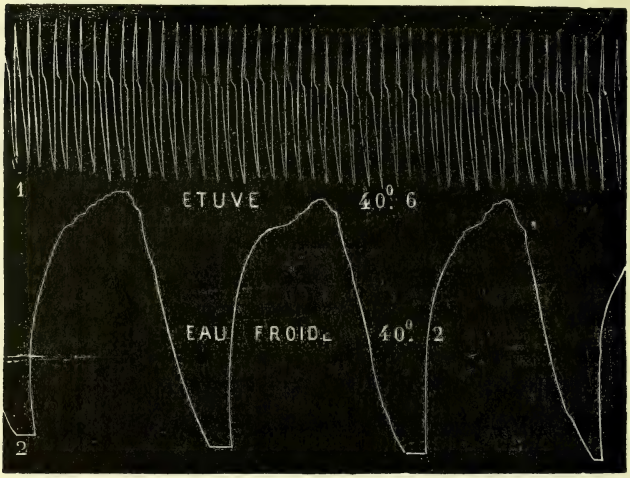

Fig. 89. — Influence des excitatations réflexes pour produire ou arrêter la polypnée.

Chien mis dans l'étuve. Ligne 4, polypnée réflexe. Alors on le retire de l'étuve et on l'inonde d'eau froide. Le rythme change aussitôt dans l'énorme proportion qu'on voit ici, alors que la température se modifie à peine. — A 40°,6, la polypnée n'est pas encore centrale. C'est seulement vers 41°,4 que l'échauffement des centres nerveux suffit, sans excitant réflexe, pour accélérer autant le rythme.

rience. Nous avons, dans le rythme et la forme des respirations, l'image fidèle des états par lesquels passe le bulbe.

Quand les nerfs vagues ont été coupés, chaque inspiration est une sorte de tétanisation prolongée, provoquée par les modifications du sang ; au contraire, quand les vagues sont intacts, cette tétanisation commence, — c'est l'effet inspiratoire ; mais elle se trouve aussitôt modifiée et arrêtée par l'excitation centripète que l'air inspiré produit dans les terminaisons nerveuses pulmonaires.

Nous pouvons donc regarder comme démontré que l'apnée est nécessaire à la polypnée ; par conséquent, l'animal thermo-polypnéique respire, non pour absorber de l'oxygène et pour exhaler de l'acide carbonique, mais pour exhaler de la vapeur d'eau.

Ce qui complique quelque peu le phénomène, c'est d'abord que la polypnée thermique réflexe ne s'établit pas immédiament, c'est-à-dire dès que le milieu ambiant est chaud ; c'est ensuite qu'elle ne cesse pas tout de suite, c'est-à-dire dès que le milieu ambiant se refroidit ; c'est enfin que, même dans le cas de polypnée centrale, les excitations réflexes conservent encore leur influence (fig. 89).

Quelque intéressante que soit l'étude de ces diverses questions, je ne puis les aborder ici. Quelques expériences complémentaires doivent être faites encore pour préciser certains points de détail.

V

Un excès d'acide carbonique dans le sang empêche la polypnée.

Tout ce que nous avons dit jusqu'ici de l'asphyxie et de ses effets sur la polypnée s'applique aussi bien à l'absence d'oxygène qu'à l'excès d'acide carbonique. Il était important de décider laquelle de ces deux influences détermine l'arrêt de la polypnée. Le rôle du défaut d'oxygène ou de l'excès d'acide carbonique est, comme on sait, une des questions les plus graves et les plus controversées de la physiologie.

Or il se trouve que l'étude des animaux polypnéiques permet de résoudre le problème, non pas évidemment sous toutes

ses faces, mais au point de vue spécial de l'excitation bulbaire par le gaz carbonique du sang.

Si l'on fait respirer à un chien rendu polypnéique par l'hyperthermie un mélange à parties égales d'oxygène et d'acide carbonique, quoique l'oxygène soit en grand excès, il y a un énorme ralentissement du rythme.

Toujours l'expérience réussit, et elle est, ce semble, très concluante. Les tracés ci-joints, dont la légende détaillée donne l'explication complète, sont démonstratifs, et on les

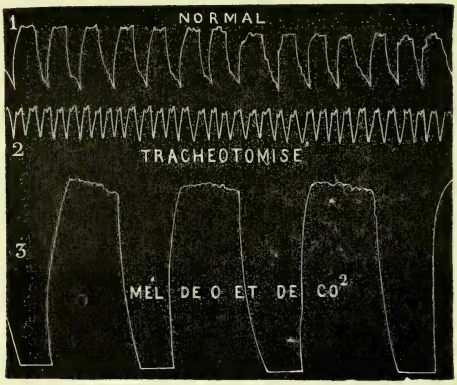

Fig. 90. — Influence de la pression glottique et de l'acide carbonique inspiré sur le rythme.

Chien légèrement polypnéique par suite de l'échauffement au soleil. Comme il est chloralisé, sa respiration ne peut se faire en tirant la langue au dehors. Sa température est de 41° environ. A la ligne 1, on voit sa respiration normale, c'est-à-dire par la glotte et les voies aériennes supérieures, gueule et narines. Entre les lignes 1 et 2, on a fait la trachéotomie. Alors le rythme est aussitôt plus rapide, et les respirations moins amples. Entre les lignes 2 et 3, on lui fait respirer un mélange de 40 parties d'oxygène et de 60 parties d'acide carbonique; les respirations deviennent plus profondes et plus lentes. L'expérience est d'une netteté absolue pour montrer l'effet ralentissant de l'acide carbonique.

comprendra mieux qu'une longue discussion ou un récit d'expériences, avec des chiffres multiples.

J'insiste surtout sur un fait: c'est que les nerfs vagues ne sont pour rien dans cet arrêt de la polypnée. On eût pu, à la rigueur, admettre que l'acide carbonique qui se trouve en grand excès dans l'air inspiré va porter son action sur les terminaisons des vagues dans les poumons. Peut-être, à l'état

normal, chez des animaux intacts, y a-t-il quelque action de ce genre ; mais il me paraît qu'elle est très faible, à peine appréciable.

On peut même dire que la section des pneumogastriques, au lieu de diminuer l'influence que l'acide carbonique exerce sur l'arrêt de la polypnée, l'augmente. L'arrêt de la polypnée est bien plus net et plus prolongé quand les nerfs vagues sont coupés que quand ils sont intacts. N'est-ce pas là une démonstration tout à fait irréfutable que ce n'est pas leur excitation dans les alvéoles pulmonaires qui va par voie réflexe arrêter le rythme fréquent?

Ce qui prouve encore que cet arrêt polypnéique n'est pas un phénomène réflexe, c'est que la polypnée ne reparaît pas, même quand la cause d'arrêt est supprimée. La figure 92 en est un exemple. Il n'y a eu que cinq inspirations d'air chargé d'acide carbonique, et cependant, pendant près de trois minutes, le rythme a été énormément ralenti par ces cinq uniques inspirations. Comment expliquer cela, sinon par la pénétration dans le sang d'un grand excès d'acide carbonique, qui, étant en excès dans le sang, agit sur le bulbe pour arrêter la polypnée.

Il est vrai que l'effet survient presque immédiatement. Mais cela n'a rien qui doive surprendre, si l'on songe à l'extrême vitesse avec laquelle se fait la circulation. Il ne faut guère plus de trois ou quatre secondes pour que le sang artériel parvienne du poumon aux centres nerveux par les grosses artères carotides et vertébrales. Et alors tout de suite le bulbe est actionné par ce grand excès d'acide carbonique puisé dans le poumon.

Les animaux profondément chloralisés se comportent à peu près vis-à-vis de l'acide carbonique et de l'asphyxie comme les animaux non chloralisés. Il est vrai que, quand la dose de chloral est forte, la polypnée n'est jamais très rapide ; mais, si peu rapide qu'elle soit, toujours elle est arrêtée par l'asphyxie. C'est même un fait bien curieux qu'un animal

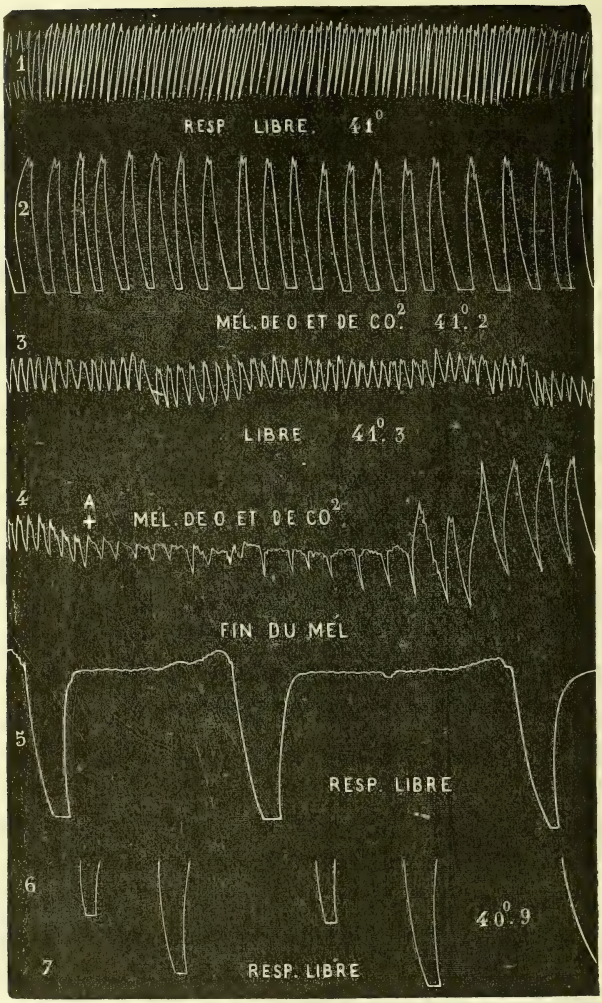

FIG. 91 (figure réduite de moitié comme la figure précédente et les trois figures suivantes). — Influence de l'acide carbonique inspiré sur la polypnée.

Chien aux pneumogastriques coupés, et à la trachée ouverte, exposé au soleil: il est chloralisé, mais pas très profondément. En haut, on voit sa respiration polypnéique régulière. Entre les lignes 1 et 2, qui se suivent sans intervalle autre que le temps nécessaire pour un tour du cylindre, on fait respirer un mélange de 40 parties d'acide carbonique et 60 parties d'oxygène. Les respirations deviennent plus profondes et plus lentes. En suivant la ligne 2, de gauche à droite, on voit que la lenteur va en croissant assez vite. Comme pour la figure 87 *bis*, les lignes de cette figure se suivent toutes sans interruption. Entre les lignes 2 et 3, on a rétabli la liberté de la trachée, et l'animal respire à l'air libre. Alors le rythme devient polypnéique. A la ligne 4, en A, on fait respirer le même mélange, Aussitôt le rythme se ralentit, mais ce ralentissement est progressif, si bien qu'il n'a acquis son entier développement qu'au milieu de la ligne 5, aux mots indiqués sur le

tracé : FIN DU MÉL. — C'est là une preuve formelle que le phénomène est chimique, et non physique. Au milieu de la ligne 5, on laisse l'animal respirer librement ; néanmoins l'effet persiste, et persiste longtemps, probablement par suite de l'accumulation de l'acide carbonique dans le sang. Aussi, dans les lignes 6 et 7, où la courbe n'est indiquée qu'incomplètement (par les sommets seulement des expirations), pour plus de clarté, voit-on le type lent des respirations, qu'on peut appeler le type pneumogastrique, continuer malgré l'élévation thermique, et, quoique la respiration se fasse alors à l'air libre. Il faut comparer ce tracé avec celui de la figure 87 : le phénomène est identique. Seulement, dans ce cas-ci, l'excès d'acide carbonique dans le sang est dû à l'inspiration d'un mélange riche en acide carbonique, tandis que, dans la figure 87, l'excès d'acide carbonique est dû à la tétanisation électrique.

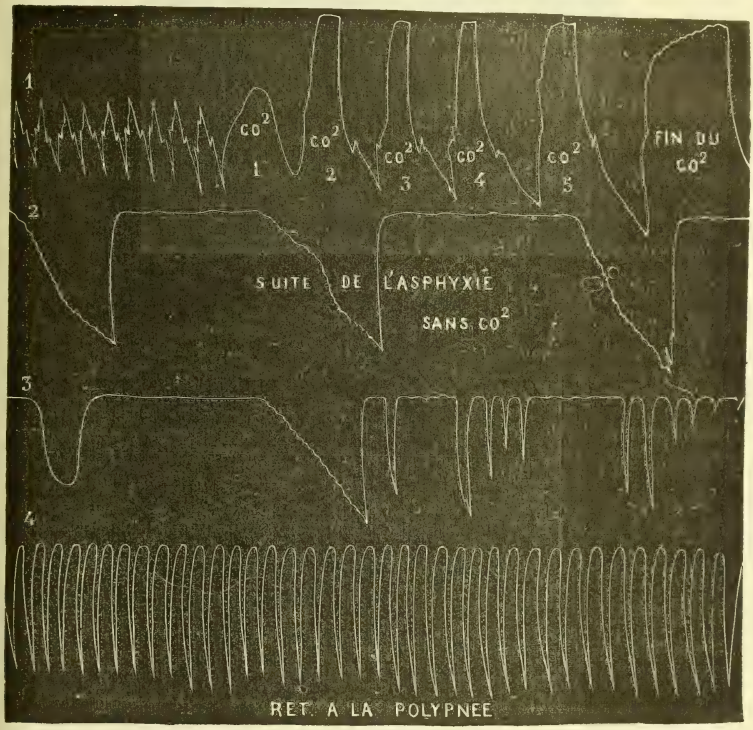

Fig. 92. — Influence de l'acide carbonique inspiré sur la polypnée.

Chien polypnéique par hyperthermie chloralisé et aux deux pneumogastriques coupés. Les lignes se suivent sans interruption. A la ligne 1, on voit sa polypnée thermique. Aux points où sont marqués sur le tracé les mots CO^2 1, CO^2 2, etc., jusqu'à FIN DU CO^2 1, 2, 3, 4, 5, on introduit dans la trachée, sans modifier la pression, un jet d'acide carbonique. Les respirations se modifient, peu d'abord, puis de plus en plus. Alors on ne fait plus passer d'acide carbonique. Pourtant elles sont ralenties, ligne 2, à partir du point où est inscrit le mot FIN DU CO^2. A la ligne 2, la respiration se fait librement, mais elle est très lente, avec le type normal des chiens aux nerfs vagues coupés. A la ligne 3, probablement parce que l'acide carbonique est en partie éliminé, on voit quelque tendance à revenir à la polypnée. En effet, il y a des groupes de deux, trois, ou quatre respirations fréquentes, qui alternent avec des respirations plus lentes. La polypnée est complètement rétablie à la ligne 4.

complètement anesthésié, ne réagissant plus à aucune excitation, mais modifiant aussitôt son rythme respiratoire sous l'influence d'un changement de composition de l'air inspiré.

L'expérience réussit aussi sur les chiens chloralisés dont on a coupé les pneumogastriques. Ils sont légèrement poly-

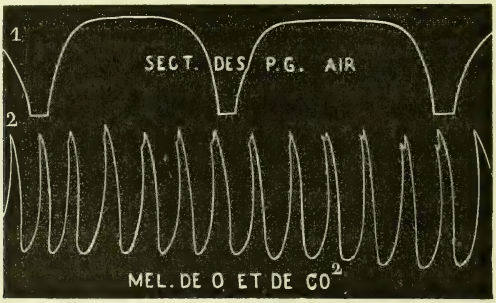

Fig. 93. — Influence de l'acide carbonique inspiré sur la respiration normale.

Chien trachéotomisé, dont les deux pneumogastriques ont été coupés et qui respire dans l'air ordinaire sur la ligne 1. Entre les lignes 1 et 2, on lui a fait respirer un mélange de 40 parties d'acide carbonique et 60 parties d'oxygène. Ce mélange a accéléré sa respiration, comme on le voit à la ligne 2.

Ainsi l'acide carbonique qui accélère les respirations lentes ralentit les respirations rapides. Il y a un rythme asphyxique (par CO^2), qui est intermédiaire entre les respirations polypnéiques et les respirations lentes (type des vagues coupés).

pnéiques ; mais le rythme change dès que l'acide carbonique est en excès dans leur sang, ou, ce qui revient au même, dans l'air qu'ils respirent. C'est là une démonstration formelle de la nature centrale, non réflexe, du phénomène (arrêt de la polypnée par CO^2), puisque ni la chloralisation ni la section des pneumogastriques ne l'empêchent de se produire.

En un mot, tant que le bulbe conserve son pouvoir excito-moteur des muscles de la respiration, il conserve aussi ses réactions aux altérations chimiques du sang qui l'irrigue, réactions qui se traduisent par des changements de rythme.

Il me paraît bien vraisemblable que la principale altération chimique capable de produire l'arrêt de la polypnée, c'est l'excès d'acide carbonique dans le sang ; mais il faudrait pourtant, ce que je n'ai pu encore réaliser d'une manière irré-

prochable, étudier l'influence de la diminution de l'oxygène, et voir si cette diminution d'oxygène est capable, elle aussi, de suspendre la polypnée, comme le fait l'excès d'acide carbonique. Le gaz acide carbonique arrête la polypnée : c'est un fait absolument avéré : et cet arrêt se fait par une action sur les centres nerveux ; mais il reste à voir si la privation d'oxygène ne déterminerait pas un effet analogue.

CONCLUSION

J'ai voulu, dans ce court travail, qui est l'exposé sommaire de longues et nombreuses expériences, et où les tracés joints aux textes sont plus importants à étudier que le texte lui-même, donner une idée de cette fonction spéciale du système nerveux qui est l'*exhalation de vapeur d'eau.*

Chez les animaux à peau nue, la vapeur d'eau s'exhale par la peau, et le froid se produit par l'évaporation cutanée ; mais, chez les animaux à peau épaisse, l'exhalation et le froid qui en résulte se font par les poumons.

Pour que cette fonction, tantôt réflexe, tantôt centrale — centrale dans le cas spécial où le réflexe est insuffisant, — se fasse intégralement, il faut que l'échange gazeux pulmonaire ne soit pas nécessaire. Dès que l'animal a besoin de respirer, le rythme change, et l'exhalation de vapeur d'eau ne peut plus se faire avec une intensité suffisante pour amener le refroidissement. L'animal respire alors, non pour se refroidir, mais pour se débarrasser de son acide carbonique ou pour prendre de l'oxygène.

Cette *fonction hypothermisante* de la respiration ne peut donc s'exercer pleinement que quand la *fonction chimique* est complètement satisfaite.

XV

DES

ÉCHANGES RESPIRATOIRES CHEZ L'HOMME[1]

Par MM. M. Hanriot et Charles Richet.

I

Description de l'appareil et de la méthode employée.

Voici quel est le principe de notre méthode :

Étant donnée une inspiration de volume quelconque, le volume d'air expiré contient en moins une certaine quantité A d'oxygène, et en plus une certaine quantité A' d'acide carbonique. Si donc on mesure exactement le volume d'air inspiré et le volume d'air expiré, on ne pourra en déduire ni l'oxygène absorbé ni l'acide carbonique produit; mais il suffira de mesurer l'air expiré privé de son acide carbonique pour avoir un troisième nombre, qui permettra de connaître à la fois l'oxygène et l'acide carbonique.

En effet, soit V le volume d'air inspiré, V^1 le volume d'air expiré, V^2 le volume d'air expiré privé d'acide carbonique, il

1. Notre première communication à ce sujet date du 18 décembre 1886 (*Bulletin de la Société de biologie*, t. XXXVIII, p. 621 ; 1886).

est évident que $V^1 - V^2$ donne la quantité A' d'acide carbonique que nous cherchons, et que $V - V^2$ donne la quantité A d'oxygène.

Posé ainsi, le problème devient assez simple; il se réduit à ces deux termes : 1° mesurer exactement le volume des gaz inspirés et expirés; 2° absorber rapidement et sans pression l'acide carbonique.

§ 1. — *De la mesure des gaz par les compteurs.*

Ces compteurs sont des compteurs à gaz, identiques, quant au principe, aux compteurs à gaz ordinaires, mais construits avec un soin tout spécial. De fait, ils permettent de mesurer 1 mètre cube, par exemple, avec une grande approximation.

Voici quelques expériences qui donneront l'indication de la précision de ces appareils. On faisait passer la même quantité d'air saturé d'humidité successivement dans les deux compteurs A et B.

Compteur A.	Compteur B.
lit.	lit.
0,0	0,0
200	199,95
300	300,00
600	600,00
700	700,00
1 000	1 000,05
1 100	1 100,00
1 200	1 199,95
1 500	1 499,90
1 700	1 699,85

Une autre expérience a été faite en faisant passer du gaz d'éclairage :

Compteur A.	Compteur B.
lit.	lit.
0,0	0,0
820,0	820,1
1 620,0	1 620,2
2 150,0	2 151,0
2 460,0	2 460,9

On voit que nous avons ainsi une erreur de 1/10 000 environ, erreur qui est négligeable.

Mais une objection grave se présente : cette erreur, négligeable quand il s'agit de 1 000 ou 2 000 litres, devient très importante lorsqu'il s'agit de 50 ou 100 litres. Et, en effet, les compteurs sont divisés en litres et vingtièmes de litre, de telle sorte que l'erreur d'une unité représente 50 centimètres cubes, ce qui, en plus ou en moins, donne une variation maximum de 100 centimètres cubes : or, comme l'autre compteur comporte une erreur analogue, en supposant que les deux erreurs s'ajoutent, cela fait une erreur maximum de 200 centimètres cubes.

Or cette erreur, considérable s'il s'agit de mesurer la respiration d'un petit animal, ou même d'un être plus gros pendant un temps très court, devient négligeable si la mesure se fait pendant plus d'une demi-heure chez l'homme.

En effet, un homme adulte expire à peu près 15 litres de CO^2 en une heure. Nous pouvons donc avoir, au lieu de 15 litres, $15^{lit.},100$ ou $14^{lit.},900$, ce qui ne change vraiment pas les conclusions qu'on peut déduire de ce chiffre.

L'erreur maximum étant donc de 0,100 en plus ou 0,100 en moins, avec 1 litre, nous avons une erreur de 1/10; avec 10 litres, l'erreur n'est que de 1/100. On peut encore accepter une erreur de 1/20, de sorte que nous considérerons comme valables les expériences où la quantité de CO^2 produite a été de 2 litres au moins.

Cependant, cette cause d'erreur, qui dépend de la lecture sur le cadran du compteur, n'est pas celle qu'il est le plus difficile d'éviter; car nous avons donné pour l'erreur des chiffres extrêmes, et dans la pratique nous lisons facilement des différences de 25 centimètres cubes. La vraie cause d'erreur est dans le réglage des compteurs. Ils ont besoin d'être réglés avec un grand soin ; ce qu'on obtient sans peine en faisant passer successivement 2 ou 3 mètres cubes d'air à travers les trois appareils. En ajoutant ou en enlevant un peu d'eau, on obtient un réglage parfait.

Mais ils se *dérèglent vite*, car, pendant la respiration, ils se chargent ou se dépouillent d'eau inégalement, de sorte qu'il faut très souvent vérifier s'ils sont bien réglés.

Chacun de ces compteurs mesure 25 litres d'air pour un tour[1]; une grande aiguille indique les divisions en litres et vingtièmes de litre; une petite aiguille, avec un petit cadran, compte le nombre des tours; une autre aiguille, avec un autre petit cadran, compte le nombre de mètres cubes.

Pour lire facilement les volumes marqués par l'aiguille, nous avons fait construire une aiguille dont la pointe passe dans un petit godet d'encre; cette pointe émoussée est fixée sur une tige mobile, et cette tige peut être repoussée par un léger choc. Quand le choc a lieu, l'aiguille traverse le godet d'encre, et une inscription, marquée par un petit point très apparent, a lieu sur le cadran.

C'est par le choc d'un petit électro-aimant que nous mettons en jeu les aiguilles. On voit qu'à un moment donné les trois aiguilles vont simultanément laisser leurs traces sur les cadrans[2].

Cette disposition est nécessaire dans une expérience où la respiration se fait rapidement; car, à l'œil, on ne peut distinguer le point où se sont arrêtées les aiguilles.

Diverses objections peuvent être faites à la mensuration par les compteurs : la première, c'est l'inégalité dans la saturation de l'air en vapeur d'eau; la deuxième, c'est l'inégalité de la température, et enfin la troisième, c'est l'absorption d'acide carbonique par l'eau des compteurs.

Nous allons examiner séparément ces trois objections :

1° L'air inspiré est saturé de vapeur d'eau, car on le fait passer à travers un barboteur où il se sature d'humidité. Il

1. Nous en avons plus récemment fait construire trois autres qui mesurent 50 litres.

2. Cette aiguille, d'une construction assez délicate, a été faite sur nos indications par M. Ducretet.

est donc mesuré humide. De même, pour le compteur n° 2, le gaz est aussi mesuré humide, puisque c'est le gaz expiré qui sort des poumons chargé de vapeur d'eau, et qui, en outre, passe à travers un autre barboteur. Quant au troisième compteur, le gaz qu'il doit mesurer, ayant été privé d'eau par le passage à travers la colonne de potasse, doit être de nouveau saturé de vapeur d'eau. Pour cela, il passe à travers une longue colonne où les boules de verre superposées reçoivent de l'eau de chaux qui a sensiblement la même tension de vapeur que l'eau. Ainsi dans les trois compteurs arrive de l'air saturé de vapeur d'eau.

2° La température du barboteur où passe le gaz expiré reste constante, par suite de la chaleur spécifique très faible du gaz. Il s'ensuit que dans les trois compteurs la température reste la même : le volume considérable (25 litres) des compteurs avec une masse d'eau de près de 40 litres fait que la circulation d'air est assez lente pour que les gaz se refroidissent absolument et également. L'expérience directe nous a d'ailleurs démontré qu'en faisant passer de l'air chaud à travers un barboteur on refroidit le gaz assez pour qu'on puisse en prendre une mesure très exacte, aussi exacte que si l'on avait fait passer de l'air froid.

3° On pouvait craindre que dans le deuxième compteur, celui où passe l'air expiré avant l'absorption par la potasse, il y eût par l'eau du compteur absorption d'une quantité notable d'acide carbonique. En effet, il y a là une masse de 40 litres d'eau qui pourrait absorber une quantité appréciable de ce gaz. Soit la tension de l'acide carbonique expiré égale en moyenne à 4 p. 100, cela fait pour 40 litres d'eau environ 1 litre de CO^2 à 0°. Mais d'abord la température est plus élevée que 0°; de plus, la tension de CO^2 est rarement de 4 p. 100; de sorte que l'eau du compteur ne pourrait absorber, en général, qu'un demi-litre de CO^2. On voit qu'il suffit alors de ne commencer les mesures qu'après avoir fait passer au préalable dans le compteur une certaine quantité des gaz de l'expiration,

de manière à saturer à peu près de CO^2 l'eau qu'il contient. D'ailleurs l'expérience, qui, en pareille matière, juge souverainement, nous a permis de retrouver très exactement les quantités d'acide carbonique que nous avions introduites dans de l'air circulant à travers nos deux compteurs.

Quant aux corrections de température et de pression, elles peuvent se faire très facilement. Pour la température, on mesure la température de l'eau des barboteurs ou des compteurs, lesquels, par suite de leur masse épaisse, ne subissent que très lentement l'influence des variations de la température ambiante. Quant à la mesure de la pression, elle est relativement plus difficile, par suite de la hauteur, forcément assez variable suivant les conditions d'expérience, des barboteurs et des appareils d'absorption. Aussi, en général, n'en avons-nous pas tenu compte, car c'est une minime variation qui ne change guère le résultat final de l'expérience.

Il ne faut pas perdre de vue que cet appareil ne donne pas la mesure rigoureuse du gaz carbonique produit, et que nous ne pouvons indiquer avec certitude les centièmes de litre; mais les écarts physiologiques sont tels que, si l'on donne la première décimale avec quelque certitude, on doit estimer avoir obtenu un résultat satisfaisant.

§ 2. — *De l'absorption de l'acide carbonique.*

Pour réaliser l'absorption de l'acide carbonique, il fallait éviter une pression trop forte et cependant multiplier les contacts du gaz avec les corps qui devaient l'absorber. Nous avons résolu le problème en faisant tomber une pluie de potasse caustique par un tourniquet hydraulique dans une longue éprouvette remplie de boules de verre. Ainsi la potasse, en tombant, se dissémine à l'extérieur de ses boules (environ 300 dans l'éprouvette), et ainsi se trouve assurée la dissémination de la potasse sur une très vaste surface.

Pour que l'écoulement de la potasse puisse être facilement

réglé, nous ne pouvions songer à nous servir de robinets en verre ou en métal, qui eussent été trop facilement attaqués. Nous avons employé une fermeture hydraulique : le tube amenant la potasse plonge dans une éprouvette contenant une colonne de mercure dont la hauteur peut être modifiée au moyen d'un réservoir de mercure placé à des hauteurs variables. Dès que la hauteur de mercure ne contre-balance plus la pression de la potasse, celle-ci s'écoule, et ne s'arrête que lorsque l'on augmente la hauteur du mercure. On peut ainsi avoir un écoulement très faible ou très rapide, et la graduation est plus facile qu'avec un robinet.

En bas de l'éprouvette où a lieu l'absorption d'acide carbonique est un siphon recourbé plongeant dans le liquide et disposé de telle sorte que, l'écoulement de la potasse étant par le haut continu, l'écoulement par le bas maintienne le niveau constant.

Ainsi, par le passage dans cette grande éprouvette, l'air expiré, dont le volume a été inscrit par le deuxième compteur, se dépouille de son acide carbonique. Mais, comme il reste encore quelques traces d'acide carbonique, et que, d'autre part, il faut saturer l'air d'eau, nous avons dû le faire passer dans une seconde grande éprouvette semblable à la première, remplie aussi de boules de verre, dans laquelle tombe de l'eau de chaux par un tourniquet. Cette eau de chaux s'écoule par le bas au moyen d'un siphon à niveau constant amorcé comme dans la première éprouvette. Nous avons ainsi deux grandes éprouvettes (de 25 litres chacune) où le gaz expiré est en contact avec de larges surfaces, baignées par de la potasse dans la première éprouvette et par de l'eau de chaux dans la seconde.

L'eau de chaux est facilement obtenue en faisant passer un courant d'eau dans un grand sac rempli de chaux. L'eau passant à travers le sac se charge de chaux en subissant une grossière filtration tout à fait suffisante.

Cette eau de chaux, n'ayant pas de valeur vénale, n'est pas

recueillie après avoir servi à l'absorption de l'acide carbonique ; il n'en est pas de même pour la potasse, qui doit être employée concentrée : elle retombe dans un récipient placé sous la table. Comme les manipulations de la potasse sont toujours désagréables, il importe de pouvoir la faire remonter automatiquement. A cet effet le récipient supérieur, d'où tombe la potasse, est hermétiquement fermé, de sorte qu'on y peut faire le vide par la trompe. A ce récipient est adapté un tube, dit *plongeur*, par lequel la potasse est aspirée. Un autre tube sort de ce récipient pour actionner le robinet, et, enfin, un troisième tube (tube de Mariotte) sert à rétablir la pression atmosphérique quand on veut déterminer l'écoulement de la potasse.

Cette potasse peut servir pendant très longtemps. Avec 200 kilogrammes de lessive de potasse on peut faire de quotidiennes expériences pendant près d'un an.

Les seules conditions nécessaires pour que tout se passe régulièrement, c'est d'abord l'herméticité absolue de tous les appareils. Il faut que les grandes éprouvettes soient munies dans le haut d'un large bouchon de caoutchouc et que les ajutages soient solidement adaptés par de bons tubes de caoutchouc. Les tubes doivent être assez larges : d'abord le tube qui sert à faire monter la potasse doit être large pour que l'ascension de la potasse se fasse aussi rapidement que possible. Avec un large tube et une bonne trompe aspirante (les trompes aspirantes faisant bien le vide sont les trompes en verre, modèle Alvergniat ; les autres systèmes de trompes métalliques sont tous plus ou moins défectueux) on peut faire monter à 4 mètres de hauteur 200 litres de potasse en une demi-heure.

Les autres tubes pour les siphons à niveau constant doivent être aussi assez larges pour qu'il y ait toujours un écoulement facile, quelle que soit la quantité de liquide tombant par le haut : autrement dit, les siphons doivent toujours être d'un diamètre double du diamètre des tubes apportant la potasse ou la chaux.

Dans ces conditions, l'absorption de l'acide carbonique est

facile, complète, et il n'y a pas de causes d'erreurs autres que le manque de sensibilité de l'appareil pour les petites quantités à doser.

Il importe cependant aussi de connaître une condition essentielle inhérente à l'appareil. Par suite des dimensions considérables des éprouvettes, des tubes de caoutchouc, et surtout des compteurs, l'inscription différentielle entre le deuxième et le troisième compteur comporte un certain retard.

Pour prendre un exemple, soit un petit chien de 5 kilogrammes, ayant une ventilation d'environ 75 litres en une heure, s'il est chloralisé, il faudra le laisser respirer pendant près d'une demi-heure avant de prendre une mesure valable; car, pendant la première demi-heure, les compteurs et les éprouvettes n'auront fait que se remplir des gaz expirés, sans que l'inscription de ces gaz expirés ait pu se faire dans le troisième compteur. Il y a donc un retard dans l'inscription des phénomènes, retard de dix minutes, d'un quart d'heure ou d'une demi-heure, suivant les cas. C'est certainement un inconvénient sérieux auquel on ne peut remédier qu'en faisant une expérience de quelque durée.

Nous nous permettrons à ce propos de faire remarquer que jusqu'ici aucun appareil ne donnait la courbe complète, ininterrompue, des phénomènes chimiques de la respiration. La courbe que nous obtenons est exacte, mais légèrement retardée.

§ 3. — *De quelques autres dispositions de l'appareil.*

Nous laisserons de côté la description de notre méthode pour enregistrer l'acide carbonique produit (inscription de la vitesse différentielle du deuxième et du troisième compteur). En effet, nous n'avons eu que rarement, dans ces expériences,

l'occasion d'employer cet appareil. Il donne plus de précision, mais malheureusement il est assez compliqué.

Quelques mots suffiront pour expliquer les systèmes de masques et de soupapes employés.

La soupape a été construite sur le principe de la soupape de Muller. M. Alvergniat nous en a construit une tout en verre qui est modérément fragile et d'un emploi extrêmement commode. Elle est tout d'une pièce; le diamètre des tubes d'aspiration ou d'expiration est de 2 centimètres, c'est-à-dire très large, de sorte que les mouvements respiratoires ne rencontrent pas de résistance due à l'étroitesse des conduits. On peut la remplir d'eau (ou de mercure dans les cas spéciaux où l'on veut une forte pression). Un petit ajutage à la base de l'une et l'autre colonne de liquide permet d'y introduire de l'eau ou d'en enlever selon les besoins. D'ailleurs, en inclinant l'appareil plus ou moins, on rend la pression plus ou moins forte.

Certes, il y a un inconvénient manifeste à faire respirer avec une pression de 1, 2, 3 et 4 centimètres cubes d'eau à l'inspiration et à l'expiration à la fois. Ce n'est pas tout à fait la respiration normale; mais, quoique ce ne soit pas la respiration normale, cela en est très proche, car la pression de 2 centimètres cubes d'eau n'est pas pénible, et, si l'on s'en aperçoit, cependant on n'en souffre pas. Pendant trois, quatre, cinq et même six heures, on peut respirer ainsi dans l'appareil, presque s'y endormir.

Les masques ou appareils respiratoires que nous avons employés ne sont pas très satisfaisants. Malgré de nombreux essais, nous n'avons pas trouvé le moyen d'avoir un masque présentant les deux conditions suivantes :

1° De ne pas gêner la respiration du patient;

2° D'être absolument hermétique, quelles que soient la rapidité et la force des respirations.

Le plus souvent c'est ainsi que la respiration se faisait : une petite pince à pression était appliquée sur le nez (ce qui

est assez désagréable à la longue), et dans la bouche nous placions un gros embout de caoutchouc avec une lamelle de caoutchouc entre les gencives et les lèvres. Une bande de caoutchouc faisant le tour de la tête appliquait les lèvres contre cette lamelle et ne laissait passer que l'embout, auquel on adaptait un tube de caoutchouc. Cette disposition générale est assez analogue au ferme-bouche Denayrouse.

Nous avons fait aussi construire par M. Galante divers masques en caoutchouc qui nous ont rendu quelques services. Le principal dispositif de ces masques consiste en une double membrane de caoutchouc formant un sac n'ayant qu'une seule petite ouverture. Si l'on gonfle ce sac, on comprime la poche intérieure. Après avoir placé la tête du patient dans la poche intérieure, on insuffle le sac, et cela fait une pression qui se répartit sur toutes les anfractuosités de la face et qui applique exactement la paroi interne du sac contre la peau. Un ajutage fait communiquer l'extérieur avec l'endroit où se trouvent placés la bouche et le nez, de sorte que l'individu dont la tête est enfermée dans ce masque de caoutchouc peut facilement respirer, sans que l'air s'échappe ou pénètre par d'autres points que par l'ajutage susdit.

II

Échanges respiratoires et ventilation.

§ 1. — *Des échanges respiratoires en moyenne.*

A. *Moyenne générale.* — Nos expériences ont porté toutes, sauf de très rares exceptions, sur le même individu. Il s'agissait d'un homme de quarante-huit ans environ, pesant, le 16 mars 1887, 48 kilos, et le 30 juin de la même année 52 kilos. Du 16 mars au 30 juin, c'est-à-dire pendant trois mois et demi, nous avons pu faire avec lui de nombreuses expériences. Il

ne se passait pas de jour que nous ne fissions 2 ou 3 dosages, et même parfois davantage.

De là une grande quantité de chiffres, qui sont certaine-

	VENTILATION EN VOLUMES par kilogr. et par heure.	$\frac{CO^2}{O^2}$ EN VOLUMES.	CO^2 EN POIDS par kilogr. et par heure.	POUR 100 VOL. EXPIRÉS, quel vol. de CO^2?
Jeûne (moyenne de 36 expériences)				
MOYENNE. . .	8,54	0,78	0,492	3,25
Maximum.	10,30	0,92	0,580	4,00
Minimum.	6,60	0,64	0,429	2,25
Digestion (moyenne de 86 expériences)				
MOYENNE. . .	9,37	0,84	0,569	3,28
Maximum.	12,60	1,25	0,712	4,12
Minimum.	7,60	0,64	0,413	2,25
Travail (moyenne de 48 expériences)[1]				
Moyenne..	12,64	0,87	0,895	3,70
Maximum.	22,90	1,11?	1,344	5,45
Minimum.	9,6	0,52?	0,592	2,68

1. Le rapport de CO^2 à O^2 ne peut pas être déterminé avec une précision absolue dans le cas de travail musculaire énergique; car, toutes les fois que la ventilation est très forte, il se fait par le masque de petites fuites, vraiment insignifiantes au point de vue de la ventilation totale, ou de la quantité de CO^2, mais très importantes pour juger le rapport des deux gaz.

En effet, supposons en un quart d'heure une ventilation de 100^{lit} avec une production de $CO^2 = 4^{lit}$, et une absorption de $O^2 = 5^{lit}$. S'il y a une fuite entre l'inspiration et l'expiration, au lieu de retrouver 101^{lit}, je retrouverai au compteur n° 2,100,5 : cela fera une erreur bien faible pour CO^2. Au lieu d'avoir 4^{lit}, soit par kilogramme et par heure, $0^{gr},576$, nous aurons 0,573; ce qui n'a que peu d'importance; mais le rapport de CO^2 à O^2 sera tout à fait différent : étant dans le premier cas de 0,80, et dans le second cas (avec une très faible fuite) de 0,72. L'ensemble du rapport de CO^2 à O^2 dans le travail musculaire, tel qu'il résulte de nos chiffres, est certainement exact; mais les minima et les maxima, coïncidant avec un travail musculaire très énergique, ne le sont pas, car de très faibles fuites par les masques ont pu altérer le résultat.

ment plus considérables, pensons-nous, que l'ensemble des chiffres obtenus jusqu'ici : ils nous permettent d'établir des

moyennes, ce qui élimine les écarts accidentels. La ventilation totale porte sur 96 542$^{lit.}$,25. La quantité de CO^2 a été de 3 431$^{lit.}$,90, et la quantité d'oxygène égale à 4 077$^{lit.}$,80. La durée totale de ces expériences a été de 195 h. et 8 min.

Si nous rapportons ces chiffres au kilogramme et à l'heure, nous obtenons les nombres suivants [1] :

Ventilation.	9^{l},900
CO^2 (en poids).	0^{gr},6405
Rapport de CO^2 à O^2.	0,841
Proportion de CO^2 dans 100 vol. d'air en vol.	3,54
Proportion de O^2 absorbée dans 100 vol. d'air en vol..	4,23

B. *Moyennes spéciales.* — Mais ces chiffres ne donnent qu'un résultat brut; et, pour avoir une moyenne tant soit peu satisfaisante, comparable avec les chiffres donnés par les autres auteurs, il faut éliminer les expériences où il y a eu travail musculaire; car le travail musculaire exerce, comme on sait, une influence énorme sur les échanges respiratoires.

Il faut de plus séparer les chiffres notés pendant le jeûne des chiffres notés après le repas. Nous avons alors divisé l'ensemble de nos dosages en trois groupes : jeûne, digestion, travail.

Si nous comparons ces chiffres avec ceux des autres auteurs, nous trouvons une grande analogie, et certainement il paraît difficile d'arriver à des résultats plus concordants.

1. Pour tous les chiffres, très nombreux, que nous aurons l'occasion de donner dans le cours de ce travail, la ventilation est exprimée en litres; le CO^2 en grammes. L'oxygène est indiqué en volumes, car nous donnons le quotient respiratoire, c'est-à-dire son rapport avec le CO^2 produit. Tous les chiffres sont calculés pour 1 kilog. de poids vif et une heure; ceci soit dit une fois pour toutes, sans que nous pensions nécessaire de le répéter après chaque indication numérique.

CO^2 produit (par kilogramme et par heure) en poids :

	POIDS de L'INDIVIDU.	JEÛNE.	DIGESTION.	
	kilog.			
	60	0,518	0,628	SPECK[1].
	71	0,433	0,542	PETTENKOFFER et VOIT[2].
	52	0,545	0,580	JOLYET, BERGONIÉ et SIGALAS[3].
	65	0,514	»	—
	50	0,492	0,569	HANRIOT et CH. RICHET.
MOYENNES. .	60	0,500	0,580	

1. *Arch. f. exp. Path.*, t. II, p. 405, 1874.
2. Cités dans *Hermann's Handbuch der Physiol.*, t. IV, 2e fasc., p. 144.
3. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. CV, p. 180, 1887.

On voit que, pour des adultes âgés de près de cinquante ans, la concordance des chiffres est assez satisfaisante [1], et que les variations individuelles, dues à l'alimentation ou à la température par exemple, suffisent à expliquer les écarts.

1. Dans les chiffres nombreux dus à ANDRAL et GAVARRET, le poids des individus expérimentés n'est pas donné. RANKE (cité in *Hermann's Handbuch*) pesant 73 kilogrammes a obtenu un maximum de 0gr,520, et un minimum de 0gr,373, en moyenne 0gr,346 sur lui-même. Dans de récentes expériences, M. LŒVY (*Archives de Pflüger*, t. XLIII, p. 523) a trouvé chez des individus à jeun une production de CO^2 très faible, avec un minimum de 0,354, et une moyenne de 0,372. Le quotient respiratoire a été en moyenne 0,80. Les individus observés pesaient 67 et 60 kilogrammes. Les chiffres de M. GEPPERT (*Arch. f. exp. Pathol.* t. XXII, p. 382; 1887) sont aussi très faibles, en moyenne de 0gr,322. Dans les intéressantes expériences de M. SMITH (*Journal de la Physiologie*, t. III, p. 506, 1860), le poids des individus en expérience n'est pas mentionné.

Des chiffres de M. GILBERTI (*Arch. per le Scienze mediche*, t. VI, p. 113, 1883) au point de vue qui nous occupe, on ne peut rien conclure.

MM. GRÉHANT et QUINQUAUD (*Journal de l'Anatomie*, t. XVIII, p. 491, 1882, ont fait des dosages de CO^2 exhalé chez des personnes âgées; mais leurs chiffres ne se rapportent guère qu'à la proportion centésimale du CO^2 de l'air expiré.

Nous pourrions citer encore nombre de recherches diverses; mais nous croyons avoir indiqué les plus intéressantes. Les travaux importants de M. FRÉDERICQ sur la régulation de la chaleur chez l'homme ont trait à l'absorption de O^2, et non à la production de CO^2.

Nous pouvons donc admettre comme moyenne générale, en chiffres ronds, $0^{gr},500$ de CO^2 par kilogramme et par heure à l'état de jeûne et 0,580 à l'état de digestion.

§ 2. — *Du rapport entre l'acide carbonique et l'oxygène.*

Nous appellerons avec M. Pfluger *quotient respiratoire* le rapport de volume entre l'oxygène absorbé et l'acide carbonique produit. Comme l'acide carbonique renferme son propre volume d'oxygène, cela nous permet tout de suite de savoir quelle est la proportion d'oxygène qui sert à la combustion complète du carbone pour l'éliminer à l'état de CO^2.

Ce rapport est très variable suivant l'alimentation, et il présente des variations notables; au contraire, à l'état de jeûne, il ne varie que peu.

Il a varié dans le jeûne entre 0,92 et 0,64, et il a été en moyenne de 0,78; chiffre plus faible que celui qu'admettent M. Speck (0,87) ou MM. Jolyet, Bergonié et Sigalas (0,87). Il est vrai que dans nos expériences il s'agissait souvent d'un jeûne très prolongé, puisque dans un cas le jeûne a duré pendant deux jours et demi.

L'écart moyen de la moyenne a été de 6 p. 100, soit oscillant entre 0,72 et 0,84. Sur trente-six expériences, six fois le rapport a été supérieur à 0,84 (0,92; 0,90; 0,88; 0,87; 0,86; 0,86); et inférieur à 0,72 huit fois (0,71; 0,71; 0,70; 0,69; 0,69; 0,68; 0,67; 0,64).

Nous avons vu, ainsi que l'avaient constaté avant nous tous les physiologistes, le quotient respiratoire modifié par l'alimentation. La quantité de CO^2 excrété augmente beaucoup, tandis que celle de l'O absorbé augmente peu.

Les chiffres moyens le prouvent. Ainsi, par le fait de l'état de digestion, le quotient respiratoire a été de 0,84 sur quatre-vingt-six expériences.

L'écart moyen de la moyenne a été de 8 p. 100, soit oscillant entre 0,92 et 0,76; mais il y a eu des chiffres extrêmes

en assez grand nombre. Ainsi 1,25; 1,20; 1,16; 1,13; 1,01; 0,99; 0,97; 0,96; 0,96; 0,96; 0,95; 0,94; 0,94; 0,93; 0,93; pour les chiffres supérieurs à 0,92, et pour les chiffres inférieurs à 0,76 : 0,74; 0,74; 0,73; 0,73; 0,72; 0,69; 0,69; 0,68; 0,68; 0,66; 0,66; 0,65; 0,65; 0,64.

Voici d'ailleurs quelques exemples qui montrent combien le quotient respiratoire varie suivant l'influence d'une nourriture exclusivement composée d'hydrates de carbone.

Expérience I. — 8 *juin* 1887.

	Quotient respiratoire.
A jeun, de 9 h. à 9 h. 22	0,73
A 9 h. 30 S. prend 250 grammes de glucose pur.	
De 11 h. 25 à 11 h. 46	1,25
De 12 h. 34 à 1 h. 13	1,16
A 1 h. 15 S. prend 100 grammes de glucose.	
De 2 h. 15 à 2 h. 35	1,03
A 3 h. 30 S. prend 100 grammes de glucose.	
De 4 h. à 4 h. 20	1,10
De 5 h. 15 à 5 h. 52	1,13

Rarement on obtient un rapport aussi élevé. En effet, dans une expérience ultérieure, nous avons vu le rapport croître encore, mais beaucoup moins.

Expérience II. — 17 *juin*.

	Quotient respiratoire.
A jeun, de 8 h. 55 à 9 h. 15	0,81
A 9 h. 50 S. prend 350 grammes de glucose avec des confitures.	
De 10 h. à 10 h. 21	0,70
De 1 h. 15 à 1 h. 42	0,92
De 2 h. 50 à 3 h. 40	0,88
A 4 h. S. prend 250 grammes de glucose.	
De 4 h. 38 à 5 h. 8	0,92

Expérience III. — 8 *avril*.

A jeun, de midi à midi 50	0,72
A 1 h. S. prend 300 grammes de sucre de lait.	

et on a les quotients respiratoires suivants :

De 1 h. 50 à 3 h.	0,78
De 3 h. à 4 h.	0,93
De 4 h. à 5 h.	1,09
De 5 h. à 5 h. 45.	1,12
De 1 h. 50 à 5 h. 45. Total. .	0,96

Cette expérience, ainsi que les précédentes, nous donne la mesure du temps nécessaire pour que, par l'alimentation sucrée, le quotient respiratoire soit modifié.

Dans la première expérience, deux heures ont suffi.

Dans la deuxième expérience, une demi-heure n'a pas suffi.

Dans la troisième expérience, au bout de deux heures, il y a eu un changement assez faible, qui a atteint son maximum au bout de quatre heures. Les alimentations autres que les sucres ne peuvent pas modifier le quotient respiratoire, ou du moins la modification est très légère.

Expérience IV. — 9 *juin*.

	Quotient respiratoire.
A jeun, de 8 h. à 8 h. 20.	0,76
A 8 h. 30 10 jaunes d'œuf.	
De 10 h. à 10 h. 21.	0,79
De midi 15 à midi 45.	0,74
De 1 h. 30 à 2 h. 26.	0,83
Moyenne.	0,79

Expérience V. — 22 *juin*.

A jeun, de 7 h. à 7 h. 40.	0,71
A 11 h. S. prend de la viande.	
De 1 h. 50 à 2 h. 12.	0,69

Expérience VI. — 6 *juin*.

A 10 h. 15 S. prend de la graisse (lard cuit).	
De midi 45 à 1 h. 15.	0,72
De 3 h. à 3 h. 30.	0,74
De 3 h. 15 à 5 h.	0,67
De 8 h. 30 à 9 h.	0,77
Moyenne.	0,72

La moyenne, 0,72, nous montre donc qu'avec une alimentation exclusivement grasse le quotient respiratoire est aussi faible que dans l'état de jeûne.

Expérience VII.

	Quotient respiratoire.
4 avril (à jeun depuis vingt-quatre heures).	
De 1 h. à 3 h.	0,84
De 4 h. à 5 h. 30.	0,85
5 avril (jeûne de quarante-huit heures).	
De 9 h. à 10 h.	0,81
A 10 h. (ingestion de peptones) (20 grammes).	
De 11 h. à midi.	0,86
De 12 h. 45 à 1 h. 45	0,81
A 1 h. 45 S. prend 300 grammes de viande.	
De 2 h. 35 à 5 h. 10.	0,81
6 avril (pas d'alimentation).	
De 9 h. à 10 h.	0,81
A 10 h., 300 grammes de viande.	
De 10 h. 30 à 2 h. 30.	0,83

Ces expériences confirment donc pleinement le fait bien connu des physiologistes qui ont étudié les échanges respiratoires, à savoir que l'alimentation par les graisses et les matières azotées ne modifie pas le quotient respiratoire, mais que l'alimentation par des hydrates de carbone tend à rendre ce quotient respiratoire égal à 1.

Même, dans quelques-unes de nos expériences, ce quotient a atteint le chiffre de 1,25 : ce qui prouve qu'une certaine quantité de CO^2 est mise en liberté, qui n'est pas le résultat immédiat de la combustion du carbone par l'oxygène, puisqu'une plus grande quantité d'acide carbonique est excrétée que n'en ferait supposer la quantité d'oxygène absorbé.

D'ailleurs, même si le quotient respiratoire est de 1, on ne peut guère admettre que tous les phénomènes d'oxydation autres que la production de CO^2 ont cessé tout d'un coup : il s'ensuit nécessairement qu'il y a plus de O^2 dans le CO^2 produit qu'il n'y a eu de O^2 absorbé. Si, normalement, nous

oxydons 20 pour 100 de l'O^2 absorbé en oxydations incomplètes, après une alimentation sucrée, nous devons encore produire ces oxydations incomplètes ; par conséquent l'O^2 du CO^2 produit en excès ne peut pas provenir de l'oxygène immédiatement absorbé, et le CO^2 doit sans doute résulter d'actions chimiques autres que l'oxydation du carbone par l'oxygène ingéré.

Après un repas mixte, le quotient respiratoire se modifie. Ce qui est intéressant, c'est de savoir à quel moment précis commence cette modification.

Expérience VIII. — 1er *avril.*

	Quotient respiratoire.
A jeun.	
De midi 36 à 2 h.	0,88
Repas copieux à 2 h.	
De 3 h. 20 à 4 h. 5	0,90
De 4 h. 5 à 4 h. 35.	0,94
De 4 h. 35 à 5 h. 14.	0,85

Le maximum a donc eu lieu deux heures quinze minutes environ après le repas, et l'accroissement avait débuté une heure après.

Mais nous reviendrons sur ces faits quand nous aurons à étudier l'influence des repas sur la quantité de CO^2 éliminé et sur la ventilation.

Nous tenons à faire remarquer le chiffre élevé du quotient respiratoire à l'état de jeûne. Il s'agit là, en effet, d'un point fort intéressant et qui mérite de fixer l'attention.

Quand, vers le 15 mars, nous commençâmes nos expériences avec S., il pesait 47^{kg}, 400 ; nous le soumîmes alors à un régime régulier, très copieux, bien supérieur au maigre et piteux régime de son existence antérieure. Sous l'influence de cette alimentation, il engraissa rapidement, si bien qu'il pesait 52 kilogrammes le 28 mars. Il avait donc une forte

réserve nutritive, due à une alimentation plus riche, et cette réserve nutritive a fait que, même à l'état de jeûne, le quotient respiratoire était encore assez élevé.

Les chiffres suivants montrent qu'avec un jeûne longtemps continué, le quotient respiratoire tend à décroître :

1er avril	(à jeun)	0,88
1er —	(après repas)	0,93
2 —	(à jeun)	0,92
4 —	(à jeun depuis vingt-six heures)	0,84
5 —	(— quarante-huit heures)	0,81

Entre le 5 et le 21 avril, il fut soumis à un régime alimentaire beaucoup moins riche, et alors le quotient respiratoire est devenu plus faible après un jeûne même moins prolongé.

22 avril	(à jeun)	0,76
23 —	(à jeun depuis quarante-huit heures)	0,68
Le même jour	(à jeun)	0,79
—	—	0,64
—	deux heures après le repas qui rompt son jeûne	0,81

Moy. 0,70

De sorte que l'état de jeûne vrai n'est obtenu que plus de vingt-quatre heures après l'absence d'aliments, si l'alimentation préalable a été très riche.

Le quotient respiratoire pendant le travail est plus élevé que pendant le repos ; mais nous ne sommes pas tout à fait sûrs de l'exactitude de nos chiffres quand le travail est énergique, car il y avait peut-être de très légères fuites dans le masque, fuites insignifiantes pour la mesure de la ventilation ou même de la quantité de CO^2 expiré, mais très importantes si l'on veut calculer exactement les proportions relatives de l'O absorbé et du CO^2 produit.

Si l'on étudie le quotient respiratoire dans ses rapports avec la quantité absolue de CO^2 produit, on voit que, si la quantité absolue va en croissant, le quotient respira-

toire va aussi en croissant; ce qui prouve que, si les échanges chimiques viennent à croître, le CO^2 produit varie plus que l'O^2 absorbé.

En effet, nous avons les chiffres suivants :

JEUNE

	Poids de CO^2.	Quotient respiratoire.
Moyenne (36 exp.)	0,492	0,78
Maxima (au-dessus de 0,538) (8 exp.)	0,570	0,85
Minima (au-dessous de 0,450) (6 exp.)	0,441	0,72

DIGESTION

Moyenne (86 exp.)	0,569	0,84
Maxima (au-dessus de 0,600) (19 exp.)	0,649	0,88
Minima (au-dessous de 0,530) (18 exp.)	0,497	0,79

On voit que la quantité absolue de CO^2 est tout à fait en rapport avec le quotient respiratoire. Plus notre excrétion de CO^2 est considérable, plus notre quotient respiratoire est élevé, si bien qu'à l'état de jeûne, pour des productions fortes de CO^2, le quotient respiratoire est aussi fort qu'à l'état de digestion pour des quantités faibles de CO^2.

C'est là un fait qui, croyons-nous, n'avait pas été encore démontré ; on peut le formuler ainsi :

Le quotient respiratoire, toutes choses égales d'ailleurs, est d'autant plus élevé que la quantité absolue de CO^2 *excrété est plus considérable.*

Le quotient respiratoire, dans le travail musculaire, a été en moyenne de 0,87. Si nous prenons les maxima et les minima, nous trouvons :

TRAVAIL

	Poids de CO^2.	Quotient respiratoire.
Moyenne (48 exp.)	0,895	0,87
Maxima (au-dessus de 1 gramme) (12 exp.)	1,138	0,85
Minima (au-dessous de 0,700) (7 exp.)	0,649	0,84

Mais, nous le répétons, le rapport entre l'oxygène et l'acide carbonique ne peut pas être par notre méthode très exactement déterminé dans le travail musculaire ; car une ventilation énergique entraîne de petites fuites dans le masque, qui, si petites qu'elles soient, changent beaucoup le rapport de CO^2 à O^2.

§ 3. — *De la ventilation.*

A. *Ventilation en général.* — On appelle *ventilation* la quantité d'air qui circule dans les poumons, pendant le va-et-vient de la respiration normale. Les variations de la ventilation ont attiré spécialement notre attention ; et, en effet, dans la plupart des expériences faites par divers auteurs, on n'a pas noté la ventilation, la disposition de l'appareil ne se prêtant pas à la mesure simultanée de l'air inspiré et des échanges chimiques produits.

A vrai dire, nos chiffres ne donnent pas tout à fait la ventilation vraie. En effet, S. respirait à travers la soupape de Muller, et il fallait mettre dans chaque branche de la soupape une certaine quantité d'eau ; de sorte que la pression à vaincre (pour l'expiration comme pour l'inspiration) était de 2^{cm} d'eau, pression faible assurément, mais qui n'est pas négligeable, et qui modifie peut-être aussi les échanges gazeux pulmonaires, ou tout au moins la circulation de l'air dans les poumons.

Cette réserve étant faite, nos chiffres donnent avec une grande précision la ventilation pulmonaire. On a vu que l'ensemble de nos mesures porte sur la quantité énorme de 96^{mc}, 542, pendant 195 h. 8 min, ce qui donne une moyenne de 9^{lit}, 9 par heure et par kilogramme, ou, en chiffres ronds, 10 litres.

En dissociant les chiffres relatifs au travail musculaire, à l'état de jeûne et l'état de digestion, on a les trois séries suivantes :

VENTILATION.	NOMBRE D'EXPÉRIENCES.	MOYENNE.	CO^2 PRODUIT.
	Jeûne.		
litres.			
De 9,4 à 9,2	4	9,2	0,515
De 8,7 à 8,4	12	8,5	0,497
De 8,3 à 6,6	19	7,8	0,489
	Digestion.		
De 12,6 à 10,0	13	10,8	0,601
De 9,9 à 9,6	16	9,8	0,582
De 9,5 à 9,3	19	9,4	0,565
De 9,2 à 8,8	16	9,0	0,549
De 8,7 à 7,8	20	8,4	0,544
	Travail.		
De 22,9 à 16,7	8	20,2	1,130
De 15,7 à 13,0	11	14,2	0,998
De 12,9 à 11,1	18	12,0	0,822
De 10,4 à 9,6	7	10,0	0,685

Un fait ressort en toute évidence de ces chiffres : c'est que la ventilation est proportionnelle à la quantité de CO^2 excrété, et très rigoureusement proportionnelle, ce qui indique que les mouvements respiratoires, commandés par le système nerveux, sont nécessités par une plus grande tension du CO^2 dans le sang, ou une diminution de la tension de O^2, le rapport entre CO^2 et O^2 ne se modifiant pas sensiblement.

De là cette conséquence, que la proportion centésimale de CO^2 dans l'air expiré varie peu, tandis que la ventilation varie beaucoup.

La proportion moyenne de CO^2 (en poids, et pour 100 litres d'air expiré) est :

	grammes.
Jeûne.	6,000
Digestion.	6,07
Travail.	6,87

La variation est donc de 15 p. 100 dans l'écart de la pro-

portion centésimale, tandis que l'écart des ventilations est de 47 p. 100. Autrement dit, la ventilation peut doubler, tandis que la proportion de CO^2 ne peut augmenter que de 15 p. 100.

Encore devrons-nous éliminer les expériences où il y a eu travail musculaire, car, dans ce cas, il y a souvent un essoufflement très pénible, presque douloureux. Nous en parlons par notre propre expérience ; car l'un et l'autre de nous l'a essayé. Un travail musculaire énergique, quand on est forcé de respirer par la soupape de Muller, est toujours très difficile, et la ventilation ne peut pas être suffisante.

Donc, si nous nous en tenons aux expériences de jeûne et de digestion, nous voyons que la proportion de CO^2 est très constante : 6 à 6,07 ; c'est-à-dire se modifiant à peine de 1 p. 100, tandis que la ventilation varie de près de 10 p. 100.

En effet, nous trouvons les proportions centésimales suivantes :

MOYENNE de la VENTILATION.	MOYENNE DU CO^2 ABSOLU par heure et par kil.	MOYENNE DE LA PROPORTION centésimale (en poids).
	Jeûne.	
9,2	0,515	5,6
8,5	0,497	5,85
7,8	0,489	6,25
	Digestion.	
10,8	0,601	5,20
9,8	0,582	5,95
9,4	0,565	6,00
9,0	0,549	6,10
8,4	0,544	6,50
	Travail.	
20,2	1,230	5,60
14,0	0,998	7,10
12,0	0,822	6,85
10,0	0,685	6,85

Si l'on élimine les chiffres de ventilation pendant le travail, où la ventilation a été certainement insuffisante et bien inférieure à ce qu'elle eût été sans la soupape de Müller, nous avons une proportion de CO^2 assez constante, variant entre 5,20 et 6,50.

Mais ce qu'il faut noter, c'est que, lorsque la quantité absolue de CO^2 excrété va en croissant, la ventilation croît plus vite encore, de sorte que les besoins d'excrétion de CO^2 amènent une ventilation plus énergique qu'elle n'eût été vraiment nécessaire pour l'élimination de ce gaz. Il s'ensuit que la régulation *dépasse la limite*, et que, quand nous avons besoin d'une ventilation plus active d'un dixième, nous fournissons une ventilation plus active d'un cinquième.

On ne peut pas soutenir que c'est le défaut d'oxygène qui amène cette ventilation plus forte; car, pour des quantités croissantes de CO^2, O^2 a crû en proportions moins grandes. Donc, quand les échanges interstitiels vont en croissant, *la ventilation croît plus vite que* CO^2, *et* CO^2 *croît plus vite que* O^2.

Les chiffres de proportions centésimales observés par nous concordent assez bien avec les chiffres donnés par divers auteurs, quoique, en général, les nôtres soient plus faibles.

Vierordt donne en moyenne (en volumes) 4,10 p. 100 (avec un maximum de 4,51 et un minimum de 4,12)[1].

Valentin et Brunner donnent.	4,38
Speck.	4,21
Nussbaum.	3,80
Wolfferg	3,20

La moyenne est de 3,92 (en volumes); notre moyenne est de 3,30 seulement.

En combinant notre moyenne avec celle des auteurs précités, nous avons en chiffres ronds, pour les gaz expirés, 3,5 de CO^2 p. 100.

1. Voyez ces chiffres divers dans *Hermann's Handbuch der Physiol.*, t. IV, p. 110.

B. *Influence de l'alimentation.* — Il importe maintenant d'établir le moment où s'exerce l'influence des repas sur la ventilation, et de voir si l'augmentation de CO^2 est corrélative à cet accroissement dans la ventilation. Nous insisterons sur ces points; car, à notre connaissance, dans les expériences antérieures, la courbe du phénomène n'avait pu être établie.

Expérience VIII *bis*. — 13 *avril*. — A jeun; couché.

	Ventilation.	CO^2.	Quotient respiratoire.
De 10 h. 00 à 10 h. 30. .	7,2	0,451	0,66
10 h. 30 à 11 h. 00. .	7,3	0,468	0,76
11 h. 00 à 11 h. 30. .	7,1	0,429	0,66
11 h. 30 à midi. . . .	7,0	0,430	0,69
Moyenne . . .	7,18	0,446	0,69
De 2 h. 00 à 2 h. 30. . .	9,0	0,620	0,81
2 h. 30 à 3 h. 00. . .	8,6	0,552	0,87
3 h. 00 à 3 h. 30. . .	9,3	0,616	0,89
3 h. 30 à 4 h. 00. . .	8,7	0,592	0,90
5 h. 00 à 5 h. 45. . .	8,8	0,572	0,87

On voit à quel point dans une même expérience la ventilation et l'excrétion de CO^2 suivent une marche parallèle.

On notera aussi que le maximum de ventilation a eu lieu trois heures après l'alimentation, et que le quotient respiratoire n'a donné son maximum que quatre heures après.

Une autre expérience que nous avons déjà partiellement rapportée (*voir* plus haut *expérience III*, 8 avril) nous donne des résultats plus nets encore.

Expérience IX.

A jeun.	De midi à midi 50
Ventilation.	7,3
CO^2.	0,437
Quotient respiratoire.	0,72

De 1 h. à 1 h. 43 S. prend du sucre de lait (300 gr.), du sucre de canne (100 gr.), des pommes de terre (200 gr.), avec du vin (400 gr.) et de l'eau (600 gr.).

	V.	CO^2.
De 1 h. 15 à 2 h. 15. . . .	8,4	0,532
2 h. 15 à 2 h. 45. . . .	8,0	0,516
2 h. 45 à 3 h. 15. . . .	7,3	0,520
3 h. 15 à 3 h. 30. . . .	7,7	0,529

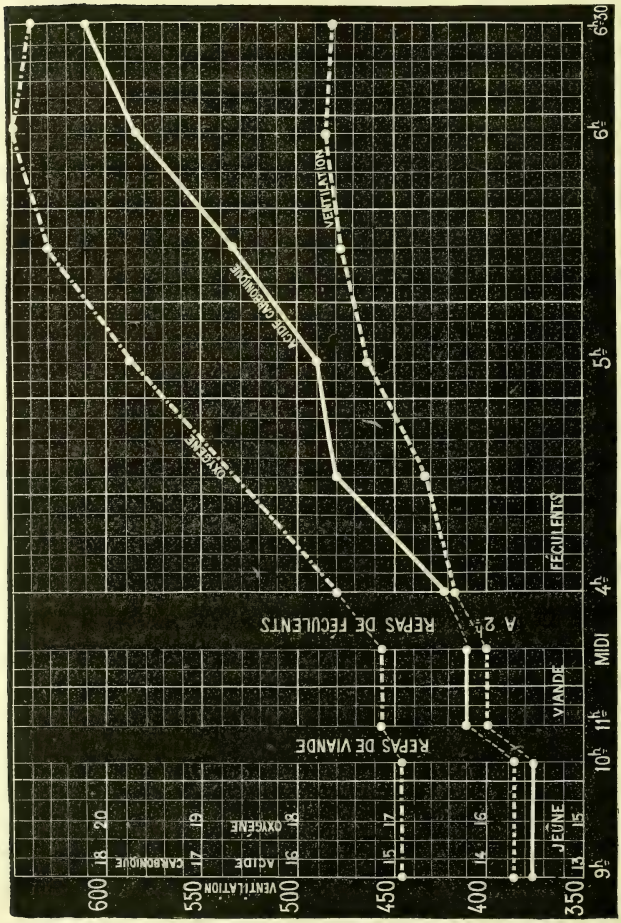

FIG. 94. — Influence de l'alimentation sur les échanges.

L'ordonnée inférieure marque les heures; sur l'ordonnée latérale, à gauche, sont marquées, en chiffres absolus, par heure, d'abord la ventilation en litres (350, 400 lit., etc.), puis la quantité de CO^2 produite (en litres : 13, 14 litres, etc.), puis la quantité de O^2 absorbée (15 litres, etc.). Le trait plein indique le CO^2; le trait en tirets indique la ventilation; le trait en tirets et points indique l'O^2. On voit que le repas de viande fait croître un peu et également la ventilation, l'O^2 et le CO^2; tandis que le repas de féculents accroît beaucoup la ventilation et l'O^2, mais surtout la production de CO^2.

	V.	CO^2.
3 h. 30 à 3 h. 45.	8,9	0,618
3 h. 45 à 4 h. 00.	9,4	0,663
4 h. 00 à 4 h. 15.	9,1	0,626
4 h. 15 à 4 h. 30.	9,3	0,611

	V.	CO^2.
4 h. 30 à 4 h. 45.	9,7	0,655
4 h. 45 à 5 h. 00.	10,0	0,655
5 h. 00 à 5 h. 15.	11,5	0,856
5 h. 15 à 5 h. 45.	9,2	0,641

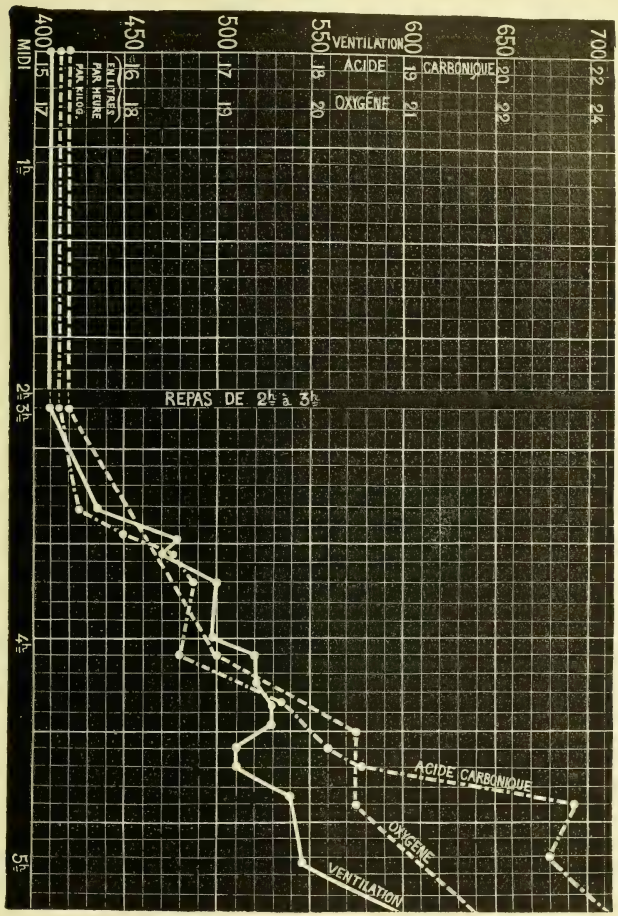

Fig. 95. — Influence de l'alimentation sur les échanges.

Mêmes indications que pour la fig. 94. On voit qu'après un repas mixte il y a une augmentation de CO^2, de O^2 et de la ventilation.

Cette expérience très instructive montre que la ventilation, qui s'était légèrement accrue par le fait du mouvement, au moment du repas, a présenté un minimum de 2 h. 45 min. à 3 h. 15 min., c'est-à-dire une heure et demie

après le déjeuner. Le maximum n'a été atteint qu'à 5 heures, c'est-à-dire quatre heures après le déjeuner. C'est donc de deux à cinq heures après le repas que croît la ventilation.

Dans une autre expérience, faite pendant la nuit après un jeûne prolongé, nous retrouvons la même courbe.

Expérience IX *bis*.

A jeûn depuis 48 h. (23 avril).		CO^2.	Quotient respiratoire.
De 5 h. 25 à 6 h. 5.	7,4	0,514	0,64

Le même jour, de 7 h. 30 à 8 h. 15 du soir, repas de viande (500 grammes) et d'œufs.

	Ventilation.	CO^2.
De 8 h. 45 à 9 h. 00 (soir).	9,3	0,631
9 h. 00 à 9 h. 15 —	10,1	
9 h. 15 à 9 h. 35 —	9,9	0,574
9 h. 35 à 9 h. 55 —	9,1	0,571
9 h. 55 à 10 h. 26 —	10,1	0,625
10 h. 26 à 10 h. 46 —	11,1	0,625
10 h. 46 à 11 h. 06 —	9,8	
11 h. 06 à 11 h. 24 —	10,2	0,642
11 h. 24 à 11 h. 45 —	9,9	0,574

On peut donc concevoir les échanges chimiques respiratoires de la manière suivante. Les mouvements musculaires multiples qui accompagnent nécessairement l'ingestion des aliments produisent un accroissement notable de la ventilation et du CO^2 excrété ; puis le calme se fait, et l'élévation de la ventilation et du CO^2 se manifestent quand l'absorption des aliments a commencé, c'est-à-dire deux heures environ après le repas. Au bout de quatre heures, tous les phénomènes se ralentissent.

C. *Influence de la variation diurne.* — Indépendamment de l'influence des repas, il faut signaler la variation diurne due à une sorte de périodicité du système nerveux.

Cette influence se manifeste avec une netteté extrême sur la température du corps [1], qui varie de 36°,5 à 37°,5 dans le cours de vingt-quatre heures, sans qu'on puisse invoquer l'alimentation comme cause de ce changement.

Eh bien, les modifications dans les échanges chimiques respiratoires et dans la ventilation suivent aussi une certaine périodicité indépendante de l'alimentation. Les chiffres suivants le prouvent.

L'expérience a été faite à l'état de jeûne et à l'état de digestion.

Expérience X. — 2 *avril*, à jeun.

De 10 h. 00 à 11 h. 00.	7,5	0,503	0,92
1 h. 45 à 3 h. 45.	7,8	0,530	0,90
Le 4 avril (toujours à jeun depuis le 1er avril).			
De 1 h. à 4 h.	7,9	0,531	0,84

Mais l'expérience suivante, faite pendant la digestion, est plus nette encore : nous avons en effet soumis S. à une alimentation régulière, espacée toutes les deux heures, de manière qu'il soit toujours en état de digestion.

Expérience X *bis*. — 14 *juin*.

	V.	CO^2.	Q.R.
De 9 h. 00 à 9 h. 25.	9,2	0,523	0,86
11 h. 00 à 11 h. 15.	9,0	0,505	0,80
1 h. 30 à 2 h. 00.	9,0	0,581	0,93
2 h. 40 à 3 h. 20.	9,5	0,571	0,92
4 h. 00 à 4 h. 30.	9,4	0,530	0,80
5 h. 30 à 6 h. 00.	9,5	9,523	0,89

Le 5 et 6 juin, l'expérience a été faite d'une manière plus complète.

1. Voir Ch. Richet, *La chaleur animale*, p. 83, fig. 10.

Le 5 juin, à 5 heures, S. a pris, toutes les deux heures, un repas ainsi composé :

	grammes.
Pain	40
Viande	40
Eau	75
Vin	75
Pommes de terre	40
Légumes et fruits	20
Café	25

Le premier repas a commencé le 5 juin, à 5 heures du soir, et toutes les deux heures, sans interruption, jusqu'au 6 juin à 3 h. 30 du soir, il a été continué.

Nous obtînmes alors les résultats suivants :

Expérience XI.

	V.	CO^2.	Q.R.
De 8 h. 45 à 9 h. 00 soir	9,3	0,571	0,65
10 h. 10 à 10 h. 30 —	8,8	0,567	0,68
11 h. 40 à minuit. —	8,9	0,478	0,66
1 h. 20 à 1 h. 45 matin	9,9	0,413	0,66
7 h. 35 à 8 h. 00 —	9,2	0,528	0,76
10 h. 15 à 10 h. 45 —	10,9	0,514	0,89
11 h. 15 à 11 h. 30 —	10,4	0,564	0,83
3 h. 10 à 3 h. 35 —	9,5	0,524	0,85
4 h. 30 à 5 h. 00 —	10,5	0,568	0,88
6 h. 00 à 6 h. 30 —	9,9	0,543	0,95

Malgré quelques écarts dans les chiffres (notamment une ventilation de 9,9 à 1 heure du matin, et une de 9,5 à 3 heures de l'après-midi) on voit qu'il y a une *vraie courbe* diurne, qui se manifeste, non seulement dans la ventilation, mais encore dans l'excrétion de CO^2. (C'est là un fait nouveau sur lequel nous appelons l'attention.)

On constatera aussi l'élévation progressive du quotient respiratoire, l'alimentation spéciale que nous avons donnée alors étant plus riche en hydrates de carbone que l'alimentation ordinaire de S.

D. *Influence des substances médicamenteuses.* — Les substances médicamenteuses ont une action très puissante sur la ventilation pulmonaire.

Expérience XII. — Glycérine :

S. prend le 29 *juin* 60 grammes de glycérine à 1 h. 30.

	V.	CO^2.	Q.R.
De 2 h. 20 à 3 h. 45.	7,7	0,399	0,67
5 h. 00 à 5 h. 25.	7,6	0,419	0,72

On notera ces chiffres très faibles dans la ventilation et surtout dans le CO^2 produit. C'est le seul cas où la production de CO^2 ait été au-dessous de $0^{gr},400$ par kilogramme et par heure.

Expérience XIII. — Sulfate de quinine.

S. prend 1 gr. 50 à 8 h. 35 du matin, à jeun (2 *juin*).

De 9 h. 00 à 10 h. 45.	7,6	0,488	0,75
2 h. 45 à 4 h. 45.	7,3	0,476	?

Expérience XIV. — Morphine.

Repas à 8 heures du matin. Pas de repas à 11 heures.

De 2 h. 15 à 2 h. 45.	9,9	0,576	0,78

Ici injection sous-cutanée de $0^{gr},03$ de morphine.

	Vent.
De 2 h. 45 à 2 h. 55.	8,9
2 h. 55 à 3 h. 05.	6,9
3 h. 05 à 3 h. 15.	6,8
3 h. 15 à 3 h. 25.	5,9
3 h. 25 à 3 h. 32.	6,2
3 h. 32 à 3 h. 37.	6,0

A partir de 3 h. 37 S. s'agite ; car la morphine a provoqué chez lui des démangeaisons, des étourdissements et de la céphalalgie.

De 3 h. 37 à 4 h. 45.	7,9
4 h. 45 à 5 h. 39.	8,6

Dans une expérience faite sur l'un de nous, une dose faible d'extrait thébaïque ($0^{gr},025$ la veille au soir) a diminué

beaucoup la ventilation (le poids du corps étant de 74 kilogr.) (6 mai).

	Vent.	CO^2 produit.
De 5 h. 00 à 5 h. 20.	3,85	0,340
5 h. 20 à 5 h. 30.	3,51	0,340
5 h. 30 à 5 h. 45.	5,40	0,587
Total. . .	4,9	0,418

La proportion centésimale de CO^2 est (en volumes) de 4,76 pour 100 dans l'air expiré, ce qui est un chiffre très fort.

D'ailleurs, en étudiant l'action de la morphine sur le chien, l'un de nous a montré que la morphine diminue la production de CO^2, mais surtout la ventilation ; de sorte que la proportion centésimale de CO^2 dans l'air expiré devient alors très forte.

Expérience XV. — Chloral.

25 *mai*. S. prend, à 9 heures, 3 grammes de chloral.

De 9 h. à 11 h. 50.	7,8	0,439	0,67

Ces chiffres indiquent une ventilation assez faible, et une production de CO^2 assez faible ; mais ils n'ont rien de bien extraordinaire.

Plus tard, le même jour, l'abaissement a été plus considérable :

De 1 h. à 1 h. 45.	6,9	0,390	0,77

E. *Influence de la température.* — Nous avons comparé, ainsi que l'a fait M. Frédéricq dans un intéressant mémoire, la respiration de l'individu habillé à celle de l'individu nu, par conséquent soumis au froid, et se mettant en état de résistance contre le froid par une combustion exagérée.

Expérience XVI. — Digestion. 7 *juin*.

De 2 h. 00 à 2 h. 30 (habillé).	9,4	0,564	0,83
2 h. 30 à 3 h. 20 (nu).	9,8	0,573	0,84
3 h. 20 à 3 h. 45 (nu).	9,8	0,589	0,85

Expérience XVII.

19 *mars*. S. est placé dans un bain qui est, à 5 heures, de 37°,8, et à 5 h. 30 de 36°,20 :

De 5 h. à 5 h. 30.	11l,0	0,613	0,88

Ce sont là des chiffres assurément élevés. On remarquera surtout le chiffre fort de la ventilation, qui, lorsqu'il n'y a pas d'exercice musculaire, atteint très rarement 11 litres.

Cette expérience a donné d'ailleurs un résultat très remarquable. En effet, le soir de ce même jour, les échanges ont été extrêmement intenses, comme on va le voir par ces chiffres :

19 *mars*.

De 10 h. à 10 h. 40.	10,2	0,748	0,80
minuit à 1 h.	9,5	0,793	0,88

Cette production de CO^2, sans travail musculaire et sans alimentation exagérée, atteignant 0,793, est tout à fait extraordinaire [1].

Elle semble indiquer que l'organisme a réagi au bain par une production intense de calorique, et que cette réaction s'est prolongée pendant longtemps.

Il est vrai qu'une autre expérience a donné un résultat tant soit peu différent. La réaction immédiate a été forte ; mais la réaction ultérieure n'a pas eu lieu.

Expérience XIX.

23 *mars*. De 3 h. 30 à 4 h. 26, la température du bain passe de 36°,7 à 30°,25 ; à 3 h. 52, elle est de 34°,80 :

De 3 h. 30 à 3 h. 52.	11,0	0,609	0,82
3 h. 52 à 4 h. 26.	15,0	0,842	0,83
Total.	13,5	0,723	0,82

On voit quel énorme accroissement le froid a donné à la production de CO^2.

1. Voyez Quinquaud. *Bull. de la Soc. de biol.*, 9 avril 1887, p. 232.

Expérience XX.

S., après s'être réchauffé, n'a pas eu, le même jour, de réaction secondaire :

De 6 h. à 7 h.	9,3	0,573	0,87

F. *Influence de la volonté.* — Nous avons étudié l'influence de la volonté sur la ventilation. C'est une question des plus controversées et sur laquelle l'accord n'est pas établi[1].

Nos expériences ont été faites sur quatre personnes que nous appellerons H., L., Lg. et R., pesant les uns et les autres à peu près le même poids, 74 kilogr.

Nous appellerons *hypopnée* la ventilation diminuée, et *polypnée* la ventilation activée.

Pour l'hypopnée, la respiration était diminuée autant que possible, et pour la polypnée on tâchait d'avoir une ventilation aussi active que possible.

Le graphique ci-joint (*fig.* 95 *bis*) indique clairement le phénomène.

Il faut donc distinguer[2] deux phénomènes tout à fait différents : l'*excrétion* de CO^2 et la *production* de CO^2. Par nos mouvements volontaires nous pouvons pendant quelques

1. M. Sepck pense que l'effet d'une respiration ralentie ne peut se prolonger pendant longtemps (*loc. cit.*, p. 422); mais la question a été surtout bien étudiée par M. Pfluger (*Arch. de Pflüger*, t. XIV, p. 1 à 37, 1877) et ses élèves, MM. Finkler et Oertmann (*Ibid.*, t. XIV, p. 38-73). M. Pfluger a critiqué avec beaucoup de raison les expériences de MM. Voit et Lossen; toutefois, il n'a pas fait valoir ce qui est, suivant nous, la principale objection qu'on peut opposer aux expériences de M. Lossen, c'est que la durée de la mesure des échanges était beaucoup trop courte. MM. Finkler et Oertmann ont montré que sur les lapins une respiration artificielle lente ou rapide ne modifiait pas les échanges.

Nos expériences établissent qu'il en est de même chez l'homme.

2. Voir Hanriot et Ch. Richet, *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, t. CIV, p. 1328, n° 19; 9 mai 1887.

	TEMPS en MINUTES.	VENTILATION PAR HEURE et PAR KILOGRAMME en litres.	CO^2 PAR HEURE et PAR KILOGRAMME en grammes.	PROPORTION de CO^2 dans L'AIR EXPIRÉ (en volumes).
Expérience XXI. — H.				
Hypopnée.	5	2,5	0,100	2,0
—	10	3,6	0,330	4,5
—	15	3,9	0,350	4,5
—	20	4,7	0,466	5,0
—	25	5,2	0,633	6,1
—	30	7,0	0,850	6,1
Expérience XXII. — L.				
Hypopnée.	5	6,6	0,354	2,7
—	10	8,0	0,466	3,0
—	20	8,6	0,623	3,6
—	25	6,6	0,734	5,6
—	30	7,8	0,739	4,6
Expérience XXIII. — R.				
Polypnée	5	14,3	0,942	3,2
—	10	13,3	0,775	2,9
—	15	13,3	0,683	2,5
—	20	15,8	0,666	2,1
—	25	14,3	0,600	2,1
—	30	15,8	0,650	2,05
Expérience XXIV. — Lg.				
(Norm.).	10	6,2	0,396	4,1
Hypopnée.	20	2,2	0,178	4,1
—	30	2,9	0,282	4,6
—	35	6,3	0,656	5,0
Polypnée	40	13,1	0,675	2,7
—	45	11,4	0,581	2,5
Expérience XXV. — R.				
Polypnée	5	14	0,700	2,5
—	10	15	0,692	2,3
—	15	19	0,623	1,7
—	20	18	0,616	1,7
Hypopnée.	25	2,3	0,116	2,3
—	30	4,5	0,334	3,9
—	35	4,5	0,408	4,7

minutes augmenter ou ralentir cette excrétion : si elle est, par exemple, de 0,600 à l'état normal, nous pouvons, par l'hypopnée, en cinq minutes, l'abaisser à 0,100, et, en cinq minutes, par la polypnée, l'élever à 0,900 ; mais ces chiffres extrêmes ne durent pas longtemps. Bien vite l'excrétion, malgré nos efforts, revient au taux normal de 0,600 ou à peu près.

En effet, nous pouvons faire varier l'*excrétion* (pendant quelques minutes au moins), mais nous ne pouvons pas modifier la *production;* car les altérations du rythme respiratoire ne peuvent modifier les combustions des cellules de l'organisme.

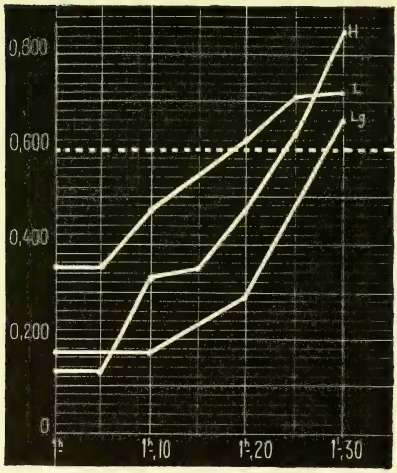

Fig. 95 *bis*. — Influence de la volonté sur la production de CO^2.

A gauche, en grammes, par kilogramme de poids vif et par heure, les quantités de CO^2 produites. Le trait ponctué indique le taux moyen. Expérience portant sur trois personnes. On voit que, vingt minutes après l'hypopnée volontaire, le taux normal est revenu et même dépassé.

Même il se trouve que les altérations volontaires du rythme respiratoire ne peuvent modifier l'excrétion que pendant un temps très court, quelques minutes à peine. Au bout de vingt minutes, le taux normal est revenu, et même a été dépassé, par une sorte de compensation qui tend à rétablir la balance.

Ce que nous disons de la production de CO^2 s'applique également à l'absorption de O^2. On sait que, par une série de respirations répétées, on peut se mettre en état d'*apnée*, c'est-à-dire rester pendant quelque temps sans respirer. (En nous exerçant, nous avons pu arriver à une durée maximum d'apnée égale à 2^m30^s.) Or, dans ce cas, la consommation d'oxygène n'a pas été modifiée : c'est seulement l'absorption par le

poumon qui a été arrêtée, le sang contenant des réserves d'oxygène suffisantes pour subvenir aux besoins de nos tissus pendant deux minutes.

Ainsi, — et c'est là une distinction que nous croyons importante — il faut séparer l'*excrétion* de CO^2 et la *production* de CO^2; l'*absorption* de O^2 et la *consommation* de O^2. La consommation de O^2 et la production de CO^2 sont absolument soustraites à l'influence de la volonté, tandis que l'excrétion de CO^2 et l'absorption de O^2 sont soumises à la volonté, mais seulement pendant un temps très court, le temps qu'il faut au sang pour se charger de CO^2 ou se dépouiller d'oxygène.

G. *Effets des injections rectales gazeuses d'acide carbonique.* — Nous nous contenterons d'indiquer ces expériences, rapportées ailleurs avec plus de détails; mais il est bon de les mentionner, car elles fournissent assez bonne preuve *a posteriori* de l'exactitude de notre méthode analytique [1].

Un individu de 66 kil. excrétait avant le lavement gazeux 16 litres de CO^2 par heure. Dans la demi-heure qui a suivi l'injection rectale de $3^{lit},500$, il a excrété, en plus que précédemment, $2^{lit},300$.

S., produisant à l'état normal $12^{lit},55$ de CO^2, a reçu en lavement $2^{lit},500$ de CO^2. Il a rendu en une heure et quinze minutes $2^{lit},650$ de CO^2 de plus que précédemment.

Par conséquent, en faisant la moyenne de ces deux expériences, nous injectons dans le rectum 6 litres de CO^2, et nous retrouvons au bout d'une heure $4^{lit},950$ de CO^2 en plus.

1. M. Hanriot et Ch. Richet, *Bulletin de la Soc. de biol.*, 14 mai 1887, p. 307. Si nous avons tenté ces expériences, paraissant quelque peu bizarres, c'est parce que M. Bergeon a imaginé un traitement médical de la tuberculose par cette méthode, et qu'il est venu lui-même en faire l'application dans notre laboratoire chez deux de ses malades dont nous avons pu alors doser les combustions respiratoires.

Ce qu'il y a d'intéressant à noter, c'est : 1° que la ventilation s'est accrue, ce qui semblerait faire croire à l'influence de CO^2 sur l'innervation respiratoire motrice, et 2° que les effets sont presque instantanés, ce qui prouve que le CO^2 introduit dans le rectum passe rapidement dans le sang.

Influences individuelles. — Comparons les différences individuelles des combustions respiratoires chez les divers individus observés par nous.

Nous avons fait sur S. des expériences extrêmement nombreuses; mais, sur les autres individus, ces expériences sont peu fréquentes, souvent même uniques.

Pour S. (à l'état de digestion), les chiffres moyens sont :

	lit.
Ventilation	9,37
CO^2 (en grammes)	0,569
Proportion de CO^2 en volume	3,28
Quotient respiratoire	0,84

Nous avons pour d'autres personnes les chiffres suivants (par heure et par kilogramme) (voir le tableau p. 509).

Si nous prenons la moyenne de toutes ces expériences assez hétéroclites, nous retrouvons les mêmes chiffres à peu près que pour S.

Soit :

	lit.
Ventilation	8,8
CO^2	0,477
Proportion de CO^2	3,27

Si le poids de CO^2 est un peu plus faible que chez S., cela s'explique peut-être par le poids plus élevé des individus en expérience. On doit supposer, comme l'indiquent d'ailleurs les expériences des autres physiologistes, que, si le CO^2 produit est de $0^{gr},560$ pour les individus de 50 kilogrammes, il est de $0^{gr},480$ pour les individus de 70 kilogrammes; mais nous nous

proposons de faire sur ce point spécial des recherches plus approfondies; car, évidemment, ce sont là des données assez insuffisantes.

	VENTILATION en litres.	CO^2 en GRAMMES.	QUOTIENT respiratoire.	PROPORTION de CO^2 en volume.	NUMÉRO de L'EXPÉRIENCE.
X., jeune homme de 25 ans, tuberculeux (66 kil.) . . .	7,9	0,482	0,66	3,10	XXVI
R., 37 ans (74 kil.)	»	0,524	»	»	XXVII
— (morphine) . . .	4,9	0,418	»	4,76	XXVIII
— (polypnée) . . .	14,5	0,708	»	2,6	XXIX
— (polypnée et hypopnée)	11,0	0,498	»	2,7	XXX
Lg., 27 ans (68 kil.)	6,2	0,396	»	4,1	XXXI
Lp., 21 ans (70 kil.), hypopnée	7,5	0,583	»	3,9	XXXII
E., 32 ans (65 kil.), hypopnée et polypnée	7,3	0,501	»	3,9	XXXIII
H., 34 ans (72 kil.), hypopnée	4,5	0,455	»	4,7	XXXIV
Gr., jeune fille de 22 ans (54 kil.)	11,1	0,514	0,72	2,6	XXXV
J., jeune fille de 28 ans (70 kil.)	7,3	0,447	0,72	3,4	XXXVI
— —	6,4	0,347	0,69	2,9	XXXVII
Ro., jeune fille de 25 ans (66 kil.)	13,0	0,450	»	1,9	XXXVIII
— —	13,3	0,553	»	2,6	XXXIX

I. — *Influence de certains états nerveux (hystérie et hypnotisme) sur les échanges.*

Nous avons étudié l'influence de quelques états nerveux, survenant dans l'hystérie, sur la ventilation et les échanges, et nous avons constaté que dans quelques cas les échanges sont prodigieusement ralentis. On sait que ce phénomène a été constaté pour la sécrétion rénale, et qu'il y a des exemples avérés d'anurie hystérique.

De même, il y a une diminution énorme des échanges gazeux respiratoires pendant la catalepsie provoquée.

Expérience XL.

23 *avril.* — Gr. (poids 54kg).

	VENTILATION.	CO^2.	QUOTIENT RESPIRATOIRE.
	litres.	grammes.	
État normal (de 9 h. 20 à 9 h. 30) .	13,1	0,650	0,84
Catalepsie (de 9 h. 40 à 10 h.) . . .	13,0	0,465	»
Léthargie (de 10 h. à 10 h. 20). . .	3,5	0,277	0,84
Léthargie (de 10 h. 20 à 10 h. 40). .	4,4	0,320	»
Léthargie : Total.	4,0	0,298	»

On voit que, pendant quarante minutes, la ventilation a été réduite à un taux extrêmement faible de 4lit,4, ventilation si faible que, malgré tous nos efforts, nous ne l'avons pu maintenir sur nous-mêmes que pendant quinze minutes au prix d'une souffrance asphyxique assez vive ; et encore, sur six personnes normales ayant fait cette expérience, une seule a eu, comme ventilation minimum, 4,7 entre la quinzième et la vingtième minute.

Expérience XLI.

Une autre expérience sur l'état cataleptique léthargique a donné un résultat plus net encore.

Gr. (poids : 54kg).		Ventilation.	CO^2
		lit.	grammes.
État normal (de 4 h. à 3 h. 20).		12,2	0,405
Catalepsie léthargique	(de 4 h. 20 à 4 h. 40).	1,93	»
	(de 4 h. 40 à 4 h. 55).	4,50	»
Léthargie : Total.		3,0	

On voit que dans cette nouvelle expérience de catalepsie la ventilation est tombée, pendant trente-cinq minutes, à 3 litres par kilogramme et par heure, alors qu'un individu normal n'a pu rester que quinze minutes au plus avec un taux aussi faible.

Mais la troisième expérience, faite sur la même personne, a été plus concluante encore.

		Ventilation.	CO^2.
		lit.	grammes.
État normal (de 2 h. à 2 h. 28).		16,2	0,403
Léthargie cataleptique	de 2 h. 28 à 2 h. 48).	0,15	»
	de 2 h. 40 à 3 h. 4).	0,14	»

Ainsi, pendant trente-six minutes, la ventilation n'a été que de $4^{lit},72$ en tout, ce qui fait, par kilogramme et par heure, $0^{lit},15$ seulement, quantité tellement faible, que nulle personne normale ne pourrait vivre pendant seulement cinq minutes avec cette minime respiration.

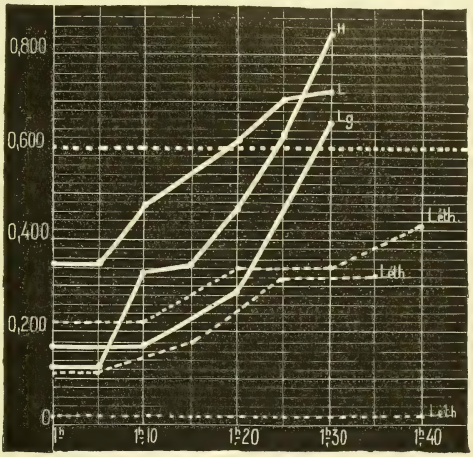

Fig. 96. — Influence de la léthargie sur la production de CO^2.

Mêmes indications qu'à la fig. 94. On voit la différence entre deux léthargiques (Léth. et Léth.) qui produisent tres peu de CO^2, alors que des personnes normales, en diminuant leur ventilation autant que possible (H. L. Lg.), arrivent, au bout de onze minutes, à un taux tout à fait supérieur.

Si extraordinaires que ces faits puissent paraître, ils concordent parfaitement avec ce que nous savons de l'hystérie et de l'influence que les états nerveux hystériques exercent sur les échanges interstitiels des tissus.

Il ne faudrait d'ailleurs pas croire que tout état léthargique s'accompagne nécessairement d'un abaissement aussi profond des échanges. Sur deux autres jeunes filles hystéro-épileptiques, les résultats ont été différents, et nous n'avons obtenu que des chiffres s'éloignant peu de l'état normal.

III

Rapports de l'alimentation avec les échanges.

Jusqu'à présent nous ne nous sommes pas occupés des quantités de carbone éliminées par la respiration, comparées avec les quantités de carbone ingérées. Il était intéressant de faire cette comparaison pour établir le bilan nutritif de S.

S. a été soumis à deux régimes différents : le premier régime, certainement trop substantiel, a duré du 15 mars au 1er avril. Voici de quoi se composait alors son alimentation. Il faisait deux repas par jour; l'un à 11 h. 30 du matin, l'autre à 6 h. 30 du soir. Chacun de ces repas était ainsi composé :

ALIMENTS.	POIDS de L'ALIMENT	POIDS APPROXIMATIF DU CARBONE contenu.	POIDS APPROXIMATIF DE L'AZOTE contenu.
	grammes.	grammes.	grammes.
Pain	250	27,10	2,7
Pommes de terre	250	25,00	0,7
Viande de bœuf	200	25,40	6,0
Fromage	25	11,20	0,7
Beurre	25	18,75	»
Sucre	25	10,50	»
Vin	330	16,50	»
Café	250	»	»
Eau	660	»	»
TOTAL	2015	134,45	10,1

Sous l'influence de ce régime, S. a rapidement augmenté de poids :

	kilogr.
15 mars	47,500
19 —	48,600
23 —	50,500
26 —	52,000
1er avril	52,000

Donc, en quinze jours, l'augmentation a été de $4^{kg},500$, soit 300 grammes par jour.

Il faut donc chercher si nous retrouvons dans l'alimentation, comparée aux échanges et aux excrétions, un excédent de carbone, et quel est cet excédent.

Or la quantité de carbone exhalé en vingt-quatre heures (pendant le jeûne) répond sensiblement à 762 grammes de CO^2, soit 208 de carbone. Il est évident que, pour arriver à ce chiffre de 762 grammes de CO^2, nous ne faisions aucun dosage pendant vingt-quatre heures consécutives. Mais nous pouvons prendre l'exhalation de CO^2 pendant la veille et le jeûne comme représentant assez bien la moyenne générale des vingt-quatre heures; car, pendant la digestion et le travail, il se produit plus de CO^2; pendant le sommeil, il s'en produit moins. On est donc très près de la vérité en admettant que le CO^2 du jeûne est le CO^2 moyen de chaque heure des vingt-quatre heures du jour et de la nuit.

Nous avons donc une ingestion de $268^{gr},9$ de carbone et une excrétion respiratoire de 208 grammes à l'état de CO^2.

Restent $60^{gr},9$ de C. Mais l'urine contenait à l'état d'urée (dosée) 6 grammes de C; et les matières fécales peuvent être estimées contenir 20 grammes de C [1]. En définitive, il reste $34^{gr},9$ de carbone, ou, en chiffres ronds, 35 grammes.

Or l'augmentation quotidienne de S. a été de 300 grammes par jour. Si cette augmentation portait uniquement sur l'hypertrophie des tissus normaux, musculaire, conjonctif et autres, elle répondrait à 250 grammes d'eau et 50 grammes de tissus fixes contenant 25 grammes de carbone. Mais il s'agit

1. D'après M. Rubner (cité par Voit, *Hermann's Handbuch*, p. 35), un homme nourri uniquement d'œufs et de viande excrète 17 grammes de matières solides dans ses fèces. D'après M. Wehsarg (*Excréments* du *Dict. de chimie*, de Wurtz), cette quantité serait en moyenne de $26^{gr},7$. Dans une alimentation où le pain entre abondamment, les matières sont plus abondantes (Ranke). Chez S., qui prenait 400 grammes de pain et 400 grammes de pommes de terre, nous pouvons évaluer à 40 grammes par jour le résidu fécal fixe, avec 50 grammes p. 100 de carbone, c'est-à-dire à peu près 20 grammes de carbone.

sans doute de tissus dans lesquels la graisse est la partie principale, et, par conséquent, où la quantité de carbone est très élevée.

Dans la période suivante, l'alimentation, moins abondante, ne comprenait plus que 230 grammes de carbone au lieu de 269 grammes. Or le carbone éliminé par la respiration a été alors de 190 grammes au lieu de 208 grammes. Il reste encore 40 grammes de carbone, qui donnent un chiffre un peu plus fort que le total du carbone (26 grammes) excrété par les matières fécales et par les urines.

Mais, même dans cette période, S. a augmenté de poids. Le 25 avril il pesait 47 kilogrammes, et le 6 juin il pesait $52^{kg},5$, soit une augmentation de $5^{kg},5$ en quarante jours, répondant à une augmentation de 112 grammes par jour, assez bien compatible avec l'excédent de 14 grammes de carbone que nous indique la comparaison de l'alimentation avec l'excrétion, le rapport de 25 grammes à 300 grammes (c'est-à-dire de l'excédent de C à l'augmentation totale de poids) étant sensiblement identique au rapport de 14 grammes à 112 grammes (seconde période).

Nous pouvons aussi, en étudiant le jeûne prolongé qu'a subi S., comparer la respiration pendant la digestion à la respiration pendant le jeûne. Soient, en effet, pendant la digestion, les chiffres moyens suivants :

Vent.	$\frac{CO^2}{O^2}$	CO^2.	Pour 100 vol. expirés combien de CO^2 en vol.
9,37. . .	0,84. . .	0,569. . .	3,3

et, pendant le jeûne de quelques heures, les chiffres moyens :

8,54. . .	0,78. . .	0,492. . .	3,25

nous voyons que la respiration de la digestion comporte un excédent :

Ventilation	0,83
CO^2.	0,072

soit sensiblement 10 pour 100. On peut donc dire que la digestion augmente de 10 pour 100 les échanges respiratoires, la ventilation, l'acide carbonique exhalé, et aussi, mais dans une proportion un peu moindre, l'oxygène absorbé.

IV

Influence du travail musculaire sur les échanges respiratoires.

1. — *Des échanges et de la ventilation pendant le travail.*

Cette question, une des plus importantes de la Physiologie générale, avait été déjà traitée par Lavoisier. Ce grand homme avait pu établir que tout exercice musculaire augmente, dans une proportion considérable, le CO^2 excrété et l'O absorbé.

Le premier fait qui se dégage, indépendamment de toute mensuration chimique, c'est que le volume des gaz de la ventilation est proportionnel au travail exécuté. Le moindre mouvement suffit pour augmenter le volume d'air qui passe par nos poumons. Si l'on enregistre minute par minute le taux de la ventilation pulmonaire, on reconnaît aussitôt, dans la minute pendant laquelle l'individu s'est levé, ou même simplement a levé un bras, une augmentation appréciable.

La ventilation croît avec le travail, et en raison même de l'intensité du travail. Dans l'expérience qui suit, nous avons fait tourner à S. une roue à frottement dur, et nous avons enregistré la ventilation pendant cette minute et les minutes suivantes.

Le nombre des tours de roue indique donc le travail effectué. La ventilation normale était par minute de $10^{lit},7$ d'air :

Expérience XLIII.

NOMBRE DE TOURS de roue	VENTILATION EN LITRES D'AIR PAR MINUTE.				
	1re MINUTE.	2e MINUTE.	3e MINUTE.	4e MINUTE.	5e MINUTE.
2	11,4	11,4	»	»	»
4	12,3	12,3	10,0	»	»
8	13,1	11,4	10,8	11,3	»
16	14,1	12	12,4	11,4	»
32	17,8	17,7	14,7	12,1	11,7
32	18,6	18,3	14,1	13,1	11,9

En calculant l'excédent de ces ventilations sur la ventilation normale et en le rapportant aux tours de roue effectués, nous trouvons une proportionnalité rigoureuse, puisque, pour chaque tour de roue, on a, comme excédent total de la ventilation sur la ventilation normale, les chiffres respectifs suivants, aussi satisfaisants qu'on peut l'espérer en une expérience de cette nature :

$0^{lit},70$ $0^{lit},65$, $0^{lit},44$, $0^{lit},47$, $0^{lit},62$, $0^{lit},60$,

soit en moyenne $0^{lit},58$.

Dans ces conditions, les proportions centésimales de l'air expiré ne doivent guère se modifier, puisque la combustion musculaire plus active entraîne une ventilation plus énergique. En effet, dans cette expérience, les proportions centésimales du CO^2 de l'air expiré ne se sont pas beaucoup modifiées, et nous avons eu :

2,9 (repos.), 2,9, 3,3, 3,2, 3,1, 3,3, 3,2,

ce qui correspond presque à la fixité du rapport, avec une légère tendance à l'augmentation par le fait du travail.

Il s'ensuit que, si la ventilation se proportionne au travail, on peut déjà avoir, par la mesure de la ventilation, une notion très approchée des combustions chimiques effectuées.

Certes, la mesure de la ventilation ne suffit pas à donner un chiffre rigoureux pour les quantités de CO^2 et de O^2 ; mais elle fournit déjà une assez bonne approximation ; car on doit admettre que la proportion centésimale de l'air expiré ne varie que peu.

Il y a en effet une étonnante harmonie, réglée par le système nerveux, entre ces divers phénomènes. Une contraction musculaire produit du CO^2 et absorbe de l'O^2. Aussitôt cet excédent de CO^2, agissant sur les centres nerveux, va mettre en jeu leur activité, et les nerfs moteurs de la respiration vont être stimulés de manière à produire une ventilation plus active.

On peut même appliquer à d'autres phénomènes cette régulation. En effet, la combustion des substances qui servent à la contraction du muscle ne produit pas seulement du CO^2, mais encore de l'eau, en même temps qu'elle dégage de la chaleur. Eh bien ! cet excédent de ventilation a pour résultat précisément une exhalation d'eau, par le poumon, plus active, et par conséquent un refroidissement corrélatif ; l'exhalation d'eau entraînant toujours un notable dégagement de calorique [1].

La respiration est donc le grand régulateur de l'équilibre chimique de l'organisme, et, dès qu'une contraction musculaire a changé cet état chimique, la ventilation change, pour ramener le sang à sa constitution normale.

Si le travail est trop fort, et que la ventilation soit insuffisante, alors il y a de l'essoufflement, de l'anhélation, sensations douloureuses, pénibles, dues à l'excédent de CO^2 dans le sang, ou plutôt à un défaut de O^2.

Il faut donc distinguer un travail modéré et un travail fort [2].

En effet, si le travail est modéré et faible, les proportions

1. Voyez Ch. Richet, *La chaleur animale*, p. 270.

2. On ne doit pas oublier que toutes ces expériences portaient sur un individu ayant un masque et respirant à travers une soupape de Muller.

centésimales des gaz de l'air expiré restent les mêmes, et parfois tendent à diminuer. Au contraire, elles s'élèvent quand le travail est fort. Autrement dit, avec un travail faible, on ventile plus qu'il n'est nécessaire, tandis qu'avec un travail fort on ne ventile pas suffisamment.

Voici une expérience à l'appui, indiquant la quantité de CO^2 en volume par litre, dans l'air expiré :

Expérience XLIV.

						Total.
Repos.	»	»	»	»	3,6	»
Travail modéré . . .	3,1	3,2	3,3	3,0	3,2	3,1
Travail fort	3,6	3,0	3,9	3,6	3,8	3,8

Les proportions centésimales de l'oxygène contenu dans l'air expiré doivent, pour être comparables à celles de l'acide carbonique produit, être exprimées sous la forme de quantités d'oxygène absorbé dans 100 volumes d'air. On trouve alors que les variations centésimales de l'oxygène absorbé dans le travail musculaire suivent une marche un peu différente des variations de l'acide carbonique excrété. Les proportions centésimales d'oxygène absorbé augmentent avec le travail, mais bien moins que l'acide carbonique, de sorte que, avec un travail modéré, elles diminuent notablement, et qu'il faut un travail fort pour les faire croître.

Ainsi, dans le travail musculaire, chimiquement caractérisé par une augmentation des quantités absolues d'oxygène absorbé et d'acide carbonique produit, l'acide carbonique produit croît beaucoup plus vite que l'oxygène absorbé; conclusion qui confirme les expériences que M. Chauveau a entreprises en analysant comparativement les gaz du sang artériel et du sang veineux musculaire [1].

La moyenne du CO^2 contenu dans l'air expiré a été de 3,8

1. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIII, 22 et 29 novembre et 13 décembre 1886.

	PROPORTIONS CENTÉSIMALES EN VOLUMES		RAPPORT de CO^2 à O^2.
	DE CO^2.	DE L'OXYGÈNE absorbé.	
EXPÉRIENCE XLV			
Repos	3,5	4,4	0,70
Travail fort	4,6	5,7	0,79
Repos	4,2	4,4	0,95
Travail plus fort	4,7	5,3	0,88
—	5,2	4,7	1,10
Repos	3,9	4,3	0,91
EXPÉRIENCE XLVI			
Repos	3,7	5,3	0,70
Travail modéré	3,5	4,6	0,76
— fort	4,3	4,6	0,93
— —	4,0	3,9	1,02
— —	4,3	3,8	1,13
Repos	4,2	5,4	0,77
EXPÉRIENCE XLVII			
Repos	3,5	3,9	0,86
Travail	4,4	5,7	0,89
Repos	3,7	3,1	1,19
EXPÉRIENCE XLVIII			
Repos	3,0	4,3	0,70
Travail modéré	3,2	3,8	0,84
Repos	3,3	3,9	0,85
EXPÉRIENCE XLIX			
Repos	3,4	4,2	0,81
Travail modéré	3,4	3,6	0,94
Repos	3,2	3,5	0,91
Travail fort	3,9	4,0	0,98
Repos	3,6	3,7	0,98
EXPÉRIENCE L			
Repos	3,2	3,6	0,88
Travail	4,0	4,6	0,87
Repos	3,8	4,0	0,95

p. 100 dans le travail musculaire : avec un maximum de 5,9 p. 100, un autre de 5,3 p. 100 ; tous les autres chiffres étant au-dessous de 4,1 p. 100 ; non pas certes à un moment quelconque de l'expérience, mais dans la longue durée d'une expérience prolongée pendant une demi-heure.

Il se produit en effet une compensation, si bien qu'à la fin le taux normal est à peu près établi.

Si l'effet d'une série de contractions musculaires est instantané, au point de vue de la ventilation qui augmente subitement, on constate, pendant quelque temps encore après ces contractions, un excédent de ventilation et de CO^2 excrété, comme l'indiquent les chiffres suivants :

Expérience LI

	Ventilation.		$\frac{CO^2}{O^2}$.	Proportions centésimales de CO^2 (en vol.)
Repos.				
De 2 h. 15 à 2 h. 30. . .	10,3		»	3,55
2 h. 30 à 2 h. 45. . .	9,4		»	3,45
2 h. 45 à 3 h. 00. . .	9,3		»	3,45
3 h. 00 à 3 h. 15. . .	9,3		»	3,60
Total.	9,6		0,78	3,5
Travail régulier.				
De 3 h. 15 à 3 h. 20. . .	11,3		»	4,5
3 h. 20 à 3 h. 25. . .	12,5		»	
3 h. 25 à 3 h. 30. . .	13,3		»	
3 h. 30 à 3 h. 35. . .	13,2		»	4,6
3 h. 35 à 3 h. 40. . .	13,2		»	
3 h. 40 à 3 h. 45. . .	13,9	13,2	»	
3 h. 45 à 3 h. 50. . .	12,2		»	4,7
3 h. 50 à 3 h. 55. . .	13,2		»	
3 h. 55 à 4 h. 00. . .	12,8		»	
	12,8		0,80	4,6
Repos.				
De 4 h. 00 à 4 h. 05. . .	10,1		»	»
4 h. 05 à 4 h. 10. . .	9,1		»	»
4 h. 10 à 4 h. 15. . .	9,1		»	»
	9,4		0,98	4,2

	Ventilation.	$\frac{CO^2}{O^2}$.	Proportion centésimale de CO^2 (en vol.)
Travail plus fort.			
De 4 h. 15 à 4 h. 20. . .	13,4	»	4,7
4 h. 20 à 4 h. 25. . .	14,6	»	
4 h. 25 à 4 h. 30. . .	15,3	»	
4 h. 30 à 4 h. 35. . .	15,8	»	4,2
4 h. 35 à 4 h. 40. . .	16,3	»	
4 h. 40 à 4 h. 45. . .	15,6	»	
	15,1	0,94	4,45
Repos.			
De 4 h. 45 à 4 h. 50. . .	13,6	»	4,90
4 h. 50 à 4 h. 55. . .	11,0	»	
4 h. 55 à 5 h. 00. . .	8.8	»	
5 h. 00 à 5 h. 05. . .	8,5	»	3,90
5 h. 05 à 5 h. 10. . .	8,4	»	
5 h. 10 à 5 h. 15. . .	8,6	»	
	9,8	0,93	4,40

En analysant cette expérience, — et nous pourrions en donner beaucoup d'analogues, — on voit que :

1° Pour un travail modéré la ventilation est presque immédiatement suffisante ;

2° Pour un travail plus fort, la ventilation n'est suffisante qu'au bout d'un assez long temps ;

3° Quand le travail est terminé, la ventilation reste encore exagérée pendant quelque temps ;

4° Il s'établit après le travail, pendant le repos consécutif, une compensation telle que le chiffre de la ventilation devient inférieur au chiffre de la ventilation précédente (pendant le repos, avant le travail).

Quelle est la cause de cette compensation et de cette ventilation plus faible? Il est probable qu'il y a un épuisement des centres nerveux ; mais, d'un autre côté, la quantité de CO^2 excrété est alors devenue très faible, de sorte qu'on peut se demander si la cause de l'essoufflement est bien due à un excès de CO^2 ou à quelque autre substance hypothétique, dont

la production, dans la contraction musculaire, est simultanée avec la formation de CO^2.

Nous pouvons donc maintenant nous faire une idée exacte des rapports qui unissent la ventilation et le travail musculaire. Dès qu'un muscle ou un groupe de muscles se contractent, aussitôt une grande quantité de CO^2 est produite, qui va agir sur les centres nerveux et déterminer une ventilation plus active. De sorte que, si la régulation est parfaite, la proportion centésimale des gaz de l'air expiré reste constante et la teneur du sang en CO^2 et en O^2 ne se modifie pas.

Mais la régulation peut être imparfaite par excès ou par défaut; avec un travail modéré, la ventilation est exagérée, et alors l'air expiré devient moins riche en CO^2; avec un travail fort, l'air expiré devient plus riche en CO^2, le sang se surcharge de CO^2, se dépouille de plus en plus d'oxygène, et un essoufflement très pénible se produit, dû à un excès de CO^2 et à un défaut de O^2. L'essoufflement n'est autre qu'une surcharge de CO^2 dans le sang, due à un travail musculaire trop fort pour la ventilation qui s'était d'abord établie.

Quand le travail musculaire a cessé, la ventilation diminue, mais non tout de suite; car il reste encore un excès de CO^2 dans le sang. Au bout de cinq minutes, un quart d'heure même, il y a retour à l'état normal, et même la ventilation tombe au-dessous du taux normal, comme si les centres nerveux, épuisés par une courte intoxication semi-asphyxique, étaient devenus insensibles à la stimulation du CO^2 contenu dans le sang.

§ II. — *Rapport des combustions du travail chimique musculaire avec le travail mécanique effectué.*

Le problème a été agité par différents physiologistes, qui n'ont pas trouvé de solution concordante.

Nous n'avons pas la prétention de le résoudre, et, en effet, pour une solution tant soit peu complète, il faudrait doser

simultanément les actions chimiques, le travail évalué en kilogrammètres et la chaleur dégagée. Nous n'avons pas mesuré le dégagement de chaleur, mais seulement le travail mécanique.

Rappelons d'abord quelques chiffres obtenus par les divers expérimentateurs. Nous noterons que M. Hirn est le seul qui ait dosé, à la fois et simultanément, le travail, la chaleur et la combustion. Il admet que le travail mécanique effectué représente le quart du travail chimique intramusculaire.

En calculant les quantités de calories dégagées théoriquement par les aliments et en tenant compte des travaux mécaniques effectués, M. Helmholtz a conclu que le travail mécanique extérieur était le cinquième du travail chimique. M. Joule admet que c'en est le quart [1], M. Danilewski dit le septième ; mais ce sont là des méthodes très indirectes.

M. Heidenhain [2], M. Fick [3], M. Danilewski [4], ont mesuré simultanément le travail mécanique effectué et la chaleur dégagée ; ils pouvaient ainsi établir le rapport du travail mécanique extérieur avec la chaleur dégagée. Mais, malgré la précision des mensurations thermo-électriques, il s'agit, dans leurs expériences, de chiffres absolus tellement faibles qu'on ne peut guère considérer leurs résultats comme définitifs. Ils admettent, en effet, tantôt que le travail mécanique est la totalité (Heidenhain), tantôt le cinquième (Fick), tantôt la moitié (Danilewski) du travail chimique intérieur. Ils admettent tous, d'ailleurs, que le rapport du travail chimique avec le travail mécanique est très variable.

Nous avons fait exécuter à un même individu un travail mécanique déterminé, consistant à soulever un poids de

1. Voir Fick, *Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung der Muskelthätigkeit*, p. 231. Leipzig, 1188.

2. *Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit*. Leipzig, 1864.

3. « Wärmeentwicklung bei Muskelzuckung » (*Arch. de Pflüger*, t. XVI, p. 59).

4. « Wärmeproduction und Arbeitsleistung » (*Arch. de Pflüger*, t. XXX, p. 196).

19 kilogrammes (soit à chaque bras un poids de $9^{kil},5$) à une hauteur de $0^{m},50$, puis à le laisser tomber à terre. Ainsi chaque mouvement représente un travail de $9^{kil},5$.

En même temps, nous mesurions ses échanges respiratoires. Comme nous avions soin, avant et après cette mesure, de prendre ses échanges respiratoires normaux, il est clair que la différence entre la respiration normale et la respiration pendant le travail mesure le travail chimique final, qui répond au travail mécanique effectué.

La moyenne de plusieurs séries d'expériences, aussi concordantes qu'on peut l'espérer en un sujet dépendant de tant de variables, nous donne les chiffres suivants :

NOMBRE de POIDS soulevés.	VENTILATION EXCÉDANTE.		CO^2 EXCÉDANT PRODUIT EN LITRES.		O EXCÉDANT ABSORBÉ EN LITRES.	
	absolue.	pour 10 poids.	absolu.	pour 10 poids.	absolu.	pour 10 poids.
450	606	13,4	18,39	0,409	14,15	0,320
450	452	12,6	21,75	0,483	»	»
314	305	9,7	14,30	0,455	13,30	0,424
300	413	10,7	17,95	0,595	8,80	0,293
275	329	11,9	11,00	0,415	4,05	0,147
270	268	9,9	10,00	0,371	»	»
263	246	8,1	13,75	0,445	5,75	0,218
244	239	9,8	12,45	0,510	11,70	0,479
240	240	10,0	14,10	0,583	6,15	0,256
240	341	14,2	13,50	0,562	»	»
230	207	9,0	7,80	0,378	»	»
225	236	10,5	12,05	0,535	8,05	0,357
222	289	13,0	10,55	0,474	»	»
210	302	14,3	10,95	0,521	9,45	0,450
210	241	11,4	12,95	0,616	4,85	0,231
180	200	11,1	9,65	0,536	»	»
180	182	10,0	9,55	0,530	»	»
180	120	6,7	9,80	0,544	»	»
180	138	7,6	11,30	0,627	7,85	0,436
162	113	7,0	7,03	0,434	7,55	0,466
111	90	8,1	6,90	0,621	3,20	0,288
96	104	10,8	3,90	0,406	2,20	0,229
5 232	5,661		259,62		10 05	

	Moyennes pour 10 poids. en litres.
Ventilation excédante . . .	10,8
CO^2 excédant.	0,496
O^2 excédant.	0,328

La quantité excédante d'oxygène absorbé a toujours été inférieure à la quantité excédante d'acide carbonique dégagé. En outre, si l'on compare l'acide carbonique excédant à l'excédent de la ventilation, on trouve une proportion de 4,5 p. 100, qui exprime d'une manière très exacte la proportion centésimale vers laquelle tend l'air expiré dans le travail musculaire tant soit peu énergique. Il s'agit là d'un rapport de deux différences; et trouver un chiffre aussi voisin du vrai, c'est, en quelque sorte, faire le contrôle sévère de nos diverses relations numériques.

Avant de calculer la relation du travail mécanique exécuté avec les échanges respiratoires, nous devions apprécier une partie du travail qui n'est pas comprise dans le soulèvement des poids, à savoir l'élévation des bras et les mouvements du corps qui accompagnent tout exercice musculaire.

Or, pour avoir exécuté les mouvements à vide, dans les mêmes conditions qu'avec les poids, il y a eu, par rapport à l'état de repos, pour 768 soulèvements des bras, dans cinq séries d'expériences, un excédent de production d'acide carbonique de $7^{lit},14$, et un excédent d'absorption d'oxygène de $2^{lit},03$, ce qui correspond à un excédent, pour 10 soulèvements, de $0^{lit},093$ d'acide carbonique et de $0^{lit},025$ d'oxygène. En retranchant ces nombres des nombres précédents, nous trouvons, pour exprimer l'acide carbonique et l'oxygène répondant à 10 soulèvements (ou à 95 kilogrammes) les chiffres de $0^{lit},403$ pour l'acide carbonique, et $0^{lit},302$ pour l'oxygène.

Ainsi, indépendamment de toute hypothèse sur la nature des actions chimiques qui produisent le travail mécanique et la chaleur, nous venons à cette conclusion que, pour 100 kilo-

grammes, en chiffres ronds, nous faisons passer dans les poumons 11 litres d'air en plus, nous absorbons $0^{lit},300$ d'oxygène en plus, et nous dégageons $0^{lit},400$ d'acide carbonique en plus (qu'à l'état de repos).

Pour évaluer exactement la chaleur dégagée par ces actions chimiques, — dont nous n'avons ici que l'un des termes, l'acide carbonique, — il faudrait savoir dans quelle combinaison chimique se trouve engagé le carbone qui brûle. On admet généralement, — et les expériences récentes de M. Chauveau confirment cette opinion, — que c'est du glycose qui brûle[1]. Mais, en fait d'hydrates de carbone, il n'y en a dans l'organisme qu'en quantités insuffisantes pour expliquer le grand dégagement d'acide carbonique que produit toute contraction musculaire. Par conséquent, au moins chez l'individu à jeun, ce glycose devrait se former sans cesse aux dépens d'autres substances. Il ne serait donc là qu'un produit intermédiaire, provenant des graisses et de la glycérine des graisses plutôt que des matières albuminoïdes.

Quoi qu'il en soit de ces hypothèses, le rapport de l'oxygène consommé à l'acide carbonique dégagé nous montre que l'équation chimique de la contraction musculaire est plus compliquée qu'une simple combustion du glycose ou de la glycérine.

En adoptant pour le glycose le chiffre de 680 calories pour 1 molécule de 180 grammes, nous trouvons que nos $0^{gr},800$ d'acide carbonique répondent à $0^{gr},535$ de glycose, soit à $2^{cal},5$ ou 830 kilogrammètres.

Le rendement réel étant dans nos expériences de 95 kilogrammètres, on voit que le rendement de la machine animale a été le 1/9 du rendement théorique.

Mais, comme il y a plus d'acide carbonique produit que d'oxygène consommé, notre chiffre de calories est certaine-

1. Tout récemment M. Pfluger, par un ensemble de preuves assez fortes, a contredit cette opinion classique qu'il traite d'affirmation gratuite. Nous renvoyons à son mémoire. (*Archives de Pflüger*, t. LII, fasc. 5 et 6, 1892.)

ment trop fort. En prenant pour base les quantités d'oxygène absorbé, et en supposant qu'il n'y a pas eu d'autre source de chaleur, nous aurions trouvé une combustion de 0,400 de glycose et un travail de 645 kilogrammètres, avec un rendement réel représentant le 1/7 du rendement théorique.

Il est permis de supposer que le chiffre exact du rendement de la machine animale dans les conditions susdites se trouve compris entre ces deux limites de 1/7 et de 1/9[1].

Conclusions.

Il est difficile de formuler les conclusions de ce long travail, qui, sur un grand nombre de points, ne fait que confirmer les données antérieures, et sur quelques points seulement établit des faits nouveaux.

Toutefois nous pouvons dire que, par leur multiplicité, nos expériences fournissent des chiffres positifs *moyens*, qui reposent sur plus de constatations que jusqu'à présent :

1° La ventilation moyenne (jeûne, digestion, travail) est de 10 litres d'air par kilogramme et par heure ; le CO^2 produit de $0^{gr},65$, le rapport de CO^2 à O^2, de 0,84 ; et la proportion de CO^2 dans l'air expiré, de 3,5.

2° Tous ces chiffres sont plus faibles dans le jeûne : $8^{lit},5$ de ventilation ; $0^{gr},50$ de CO^2 ; quotient respiratoire, 0, 78 ; et proportion centésimale de CO^2, 3, 25.

3° Pendant la digestion : $9^{lit},5$ de ventilation ; $0^{gr},570$ de CO^2 ; quotient respiratoire, 0,84 ; proportion centésimale de CO^2, 3,30.

1. Nous nous proposons de reprendre ces expériences, car elles comportent une grave cause d'erreur sur laquelle M. Zuntz et ses élèves ont fixé notre attention. Il s'agit de la détermination exacte du travail kilogrammétrique effectué.

Quand un homme soulève un poids et le garde à la main en le laissant redescendre, il accomplit un double travail que, dans notre mensuration, nous avons considéré comme simple et qui n'est pas simple ; car, pendant tout le temps que le poids redescend, il le maintient et contracte encore ses muscles. Il faudra disposer l'expérience de telle sorte que le poids, ayant été soulevé, soit redescendu par un mécanisme quelconque, sans que le travailleur intervienne

4° L'excès de ventilation dû à la digestion est donc, en chiffres ronds, de 1 litre par kilogramme et par heure, avec un excès de CO^2 égal à $0^{gr},07$.

5° Le quotient respiratoire est d'autant plus élevé qu'il y a plus d'hydrates de carbone dans l'alimentation. Il peut, après une alimentation exclusivement sucrée, dépasser l'unité. Autrement dit, il y a alors plus d'oxygène exhalé à l'état de CO^2 que d'oxygène absorbé et fixé dans les tissus.

6° Les aliments gras et les aliments azotés ne modifient que peu le quotient respiratoire et la ventilation.

7° Après un repas mixte, ou composé d'hydrates de carbone, l'excrétion plus forte de CO^2, concordant avec une ventilation plus active, commence environ une heure après l'ingestion, et a son maximum de deux heures et demie à trois heures et demie après.

8° Une alimentation copieuse, longtemps prolongée, qui détermine l'engraissement, fait que, même au bout d'un jeûne de quarante-huit heures, par suite des réserves nutritives accumulées, le quotient respiratoire minimum 0,70 n'est pas atteint.

9° Le quotient respiratoire, toutes conditions égales d'ailleurs, est d'autant plus élevé que la quantité absolue du CO^2 excrété est plus considérable; autrement dit, l'oxygène absorbé varie moins que le CO^2 excrété.

10° Une fois que l'état de jeûne a été obtenu, c'est-à-dire au bout d'une douzaine d'heures environ, le quotient respiratoire, la quantité absolue de CO^2 excrété et la ventilation ne décroissent plus que très lentement.

11° La ventilation se proportionne rigoureusement à la quantité de CO^2 excrété, si bien que la mesure de la ventilation suffit pour donner une notion très approchée de la quantité de CO^2 produite dans les tissus.

12° En dehors des cas où le travail musculaire a été fort, on voit que, dans les expériences où le CO^2 va en croissant, la ventilation croît plus vite que le CO^2 excrété, et que le CO^2

croît plus vite que O^2, par conséquent que la régulation dépasse la limite et se fait en excès.

13° De là cette autre conséquence que la ventilation est plutôt réglée par l'excès de CO^2 que par le défaut de O^2.

14° Le minimum de la ventilation chez un homme adulte normal est (pendant la veille) de $6^{lit},6$, et le minimum de CO^2 excrété de $0^{gr},425$.

15° L'influence de la volonté sur l'excrétion de CO^2 (si l'on élimine l'influence médiate par les contractions musculaires) ne peut s'exercer que pendant quelques minutes, dix à vingt minutes au plus. Passé ce temps, on est forcé de revenir au taux normal, quel que soit le rythme respiratoire (polypnée ou hypopnée).

16° Il y a une variation diurne de l'intensité des échanges respiratoires. Dans une alimentation constante, ou dans un jeûne constant, ainsi que le faisaient prévoir les variations de la courbe thermique, les échanges vont en croissant de 8 heures du matin à 5 heures du soir, et vont en diminuant de 5 heures du soir à 8 heures du matin.

17° La glycérine abaisse beaucoup les échanges respiratoires. Le sulfate de quinine a une action de même nature, mais moins nette. La morphine diminue surtout la ventilation : elle diminue les échanges, mais elle diminue énormément la ventilation pulmonaire, comme si elle rendait les centres nerveux moins sensibles à l'action stimulante du CO^2.

18° Les bains froids et une température basse augmentent beaucoup les échanges et la ventilation. Cette action est quelquefois très prolongée, et continue alors même que l'individu est soustrait au bain froid. — Ce fait a une certaine importance en thérapeutique.

19° Le gaz CO^2 introduit dans le rectum est rapidement absorbé. Il accélère la ventilation, et on le retrouve tout entier en excédent dans les gaz exhalés par le poumon.

20° Dans l'état de léthargie hystérique, les échanges sont diminués, et la sensibilité des centres nerveux affaiblie à ce

point que, dans une expérience remarquable, il y a eu en trente-six minutes une ventilation totale de $4^{lit},72$ (pour une femme de 56 kilogrammes).

21° Chez un individu de 47 kilogrammes, prenant 269 grammes de carbone par jour, il y a eu élimination de 208 grammes de C par les poumons, soit 78 p. 100, excrétion par l'urine et les excréments de 26 grammes, soit 10 p. 100, et fixation de 35 grammes par jour, soit 12 p. 100, ce qui correspond à une augmentation de poids quotidienne de 300 grammes. Avec 230 grammes de carbone dans l'alimentation, l'élimination par les poumons a été de 190 grammes, soit 82 p. 100, avec excrétion de 26 grammes, soit 12 p. 100, et une fixation de 14 grammes, soit 6 p. 100, laquelle correspond à une augmentation de poids quotidienne de 112 grammes.

22° Le travail musculaire est, de toutes les conditions physiologiques, celle qui modifie le plus les échanges respiratoires. Les chiffres peuvent être doublés, et même triplés, dans un travail énergique. Ce qui croît le plus, c'est la quantité de CO^2 excrété. Le O^2 absorbé croît aussi, mais un peu moins.

23° Avec un travail faible, la ventilation compense exactement l'excès dans la production de CO^2, tandis que, avec un travail fort, la ventilation est insuffisante, et la proportion centésimale du CO^2 de l'air expiré devient plus forte qu'à l'état normal.

24° Quand cette proportion atteint 4,5 p. 100, il y a essoufflement.

25° Un individu couché exhale moins de CO^2 que s'il est assis, et, s'il est assis, moins que s'il est debout.

26° La ventilation se proportionne donc exactement au travail, et l'on peut évaluer à 11 litres d'air d'excédent un travail de 100 kilogrammètres.

27° Pendant le repos qui suit les contractions musculaires, il y a d'abord une ventilation plus active, par suite du CO^2

accumulé dans le sang, puis une ventilation diminuée, comme si les centres nerveux étaient épuisés et moins sensibles que pendant le repos à la stimulation du sang chargé de CO^2.

28° Pour 100 kilogrammètres, nous absorbons $0^{lit},300$ d'oxygène en plus, et nous dégageons $0^{lit},400$ de CO^2 en plus.

29° En supposant que c'est, dans la contraction musculaire, du glycose qui brûle, nous trouvons que $0^{gr},800$ de CO^2 répondent à 800 kilogrammètres; par conséquent que le rendement réel est 1/9 du rendement théorique.

30° En faisant cette même hypothèse, et en prenant pour base non plus le CO^2 produit, mais le O^2 absorbé, nous trouvons une combustion répondant à 645 kilogrammètres, avec un rendement réel représentant 1/7 du rendement théorique. On peut donc supposer que le chiffre exact du rendement de la machine animale est compris entre ces deux limites de 1/7 et de 1/9.

XVI

MESURE DES COMBUSTIONS RESPIRATOIRES

CHEZ LE CHIEN

Par M. Charles Richet.

---

§ I. — *Expériences personnelles.*

Je vais d'abord rendre compte des nombreuses mensurations que j'ai faites à l'aide de la méthode que M. Hanriot et moi nous avons décrite précédemment (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIV, p. 435, février 1887). Cette méthode consiste à faire passer l'air expiré à travers une longue colonne de potasse et de chaux, en mesurant exactement le volume d'air inspiré, puis le volume d'air expiré avant la potasse, dans deux compteurs : A et B. Un troisième compteur C mesure le volume d'air expiré après la potasse. La différence entre A et C donne la quantité d'oxygène consommée; la différence entre B et C donne l'acide carbonique produit[1].

Je n'entre pas dans les détails techniques de l'expérience; il me suffira ici de mentionner les deux procédés sui-

1. Voyez le mémoire précédent, page 475 et suiv.

vant lesquels on peut employer, sur des chiens, cette méthode de dosage.

Tantôt on fait la trachéotomie, et on adapte une canule à la trachée; puis on fait respirer l'animal à travers une soupape de Muller. On a ainsi, à la fois, par la mesure des trois compteurs : la ventilation, l'oxygène consommé, l'acide carbonique produit et le quotient respiratoire.

Cette méthode a l'inconvénient de mutiler quelque peu l'animal, de sorte que les chiffres obtenus ne représentent peut-être pas exactement ce qu'ils seraient sur l'animal intact.

Dans l'autre cas, le chien était placé dans une caisse hermétique à travers laquelle on faisait circuler un courant d'air. De cette manière, on évite la mutilation de l'animal; mais, à d'autres points de vue, ce procédé est désavantageux, car on n'a pas ainsi la ventilation pulmonaire, non plus que la proportion centésimale du CO^2 contenu dans l'air expiré.

Dans le cours de ce mémoire, on verra des expériences faites par l'un et l'autre procédé, et, dans le tableau qui résume nos recherches, il sera facile de savoir dans quels cas l'animal respirait sous la cloche, dans quels autres cas il était trachéotomisé et respirait par la soupape de Müller. Quand la respiration se faisait sous la cloche, les chiffres de ventilation ne sont pas indiqués.

Dans ces expériences, comme dans beaucoup d'autres en physiologie, tout fait varier la proportion de CO^2 : l'état de l'alimentation, l'état du système musculaire, l'état psychique de l'animal, la température extérieure. Le chiffre final est fonction de toutes ces variables; de sorte que, pour bien faire, il faudrait éliminer toutes ces causes de variation, ce qui ne se peut qu'en réunissant des chiffres nombreux.

Nous allons d'abord fournir le tableau présentant l'ensemble de nos recherches, et nous verrons ensuite la conclusion que l'on en peut tirer.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	CO^2 en litres par KILOGRAMME et PAR HEURE.	QUOTIENT respiratoire.	VENTILATION (en litres) par KILOGRAMME et PAR HEURE.	CO^2 EN VOLUME pour 100 litres d'air.
I.	28	0,461	0.90	20,8	2,2
II.	26	0,566	0,70	»	»
III.	21	0,443	»	»	»
IV.	20	0,582	0,72	21,3	2,7
V..	14	0,680	»	28,1	2,4
VI.	13	0,861	»	22,5	3,8
VII..	13	0,465	»	»	»
VIII.	13	0,418	0,64	10,8	3,9
IX.	13	0,601	»	30,0	2,0
X.	12	0,500	0,72	14,7	1,9
XI.	12	0,655	0,63	30,1	2,2
XII..	12	0,756	0,83	24,2	2,5
XIII.	11,5	0,811	0,73	33,4	5,5
XIV.	11	0,573	»	»	1,9
XV..	11	0,500	»	22,4	2,1
XVI.	11	0,945	»	»	2,8
XVII.	10	0,720	»	»	»
XVIII.	9,5	0,863	0,83	»	3,9
XIX.	8	0,658	0,62	57,0	»
XX..	8	0,771	0,70	54,1	»
XXI.	7	0,666	0,80	»	»
XXII.	6	0,630	0,77	»	1,1
XXIII.	6,4	1,141	»	»	2,1
XXIV..	5,6	0,796	»	»	»
XXV.	4,7	0,900	0,76	»	»
XXVI..	4,7	0,838	0,71	»	»
XXVII.	3,8	0,638	0,82	»	»
XXVIII..	3,5	0,671	0,72	»	»
XXIX.	2,8	1,364	0,84	»	»
XXX..	2,8	1,279	0,80	»	»
XXXI.	2,8	1,065	0,77	»	»
XXXII.	2,8	0,876	0,71	»	»
XXXIII..	2,8	0,504	0,70	»	»
XXXIV..	2,5	0,792	»	»	»
XXXV.	2,5	1,080	0,69	»	»
XXXVI..	2,2	1,314	0,84	»	»
XXXVII.	2,2	1,354	0,72	»	»
XXXVIII.	2,2	1,818	0,76	»	»

Il faut maintenant donner quelques indications sur les chiffres de ce tableau.

D'abord il contient toutes les expériences que nous avons faites, dans lesquelles la durée des mensurations dépassait

trois quarts d'heure. En effet, quand la durée est moindre de trois quarts d'heure, la mesure ne peut être considérée comme valable; par suite du procédé même de mensuration, au bout de quelques minutes, ou même d'une demi-heure, une conclusion n'est pas possible à donner.

Nous n'avons pas indiqué les chiffres de l'oxygène absorbé; en effet, dans les cas où la mensuration de l'oxygène a été faite, il suffit de donner le quotient respiratoire pour qu'on puisse par là calculer la quantité d'oxygène.

De plus, dans un certain nombre d'expériences, surtout celles qui ont été faites au début de nos recherches, nous n'avons pas dosé l'oxygène. Enfin, tandis que le chiffre d'acide carbonique fourni par la méthode des trois compteurs peut être précisé avec une assez grande exactitude, le chiffre relatif à l'oxygène est beaucoup plus incertain. En effet, la mesure de l'oxygène se faisant par la différence entre A et C, comme, entre A et C, se trouve interposée la cavité thoracique du chien, dont la contenance varie à chaque instant, la différence entre A et C est beaucoup moins exacte que la différence entre B et C, qui n'est pas exposée à cette cause d'erreur. Aussi, dans les expériences faites sur des chiens trachéotomisés, avons-nous toujours préféré le chiffre d'acide carbonique au chiffre de l'oxygène.

De fait, quand l'expérience porte sur une longue période de temps, de deux ou trois heures par exemple, cette quantité variable peut être négligée; car elle n'augmente pas avec la durée de l'expérience, tandis que le chiffre absolu augmente continuellement.

Nous ne nous sommes pas occupé de préciser les poids, en donnant même des premières décimales. En effet, le poids d'un chien est, comme on le sait, extrêmement variable, selon qu'il a mangé, qu'il a uriné, etc. Ce sont là des quantités qui, pour des chiens de 10 kilogrammes, expriment près d'un kilogramme.

De même, nous n'avons pas réduit les volumes à 0° et à la pression normale. Car les écarts dus aux variations

physiologiques sont bien plus grands que ces corrections[1].

Pour quelques-unes de ces expériences, en particulier pour l'expérience VIII, la pression à vaincre à l'inspiration et à l'expiration était assez forte; cela a modifié, comme on le voit, le chiffre de la ventilation. Il en est de même pour l'expérience XIII. Probablement le croît de la pression n'a pas eu d'influence sur la production absolue d'acide carbonique, et a modifié seulement la proportion centésimale de l'acide carbonique contenu dans l'air expiré. Dans l'expérience X, le chien était à jeun depuis seize jours. On voit que, dans ce cas, le chiffre d'acide carbonique est faible. Dans l'expérience XXXIII, il s'agit d'un petit chien qui avait reçu sous la peau une injection septique, de sorte que sa minime production d'acide carbonique est attribuable sans doute à un état pathologique. Enfin, dans l'expérience XXXVIII, il s'agit d'un petit chien blanc qui avait été mouillé dans l'appareil; là encore il s'agit de conditions toutes spéciales qui ont exagéré la production de CO^2.

Nous croyons donc devoir éliminer de notre tableau final les expériences XXXIII et XXXVIII, quoique à elles deux elles fassent une somme qui représente très bien la moyenne des chiffres donnés par des chiens de ce poids.

Pour le quotient respiratoire, si nous prenons la moyenne des vingt-six expériences où l'oxygène a été mesuré, nous trouvons une moyenne de 0,748, chiffre qui concorde admirablement avec le chiffre 0,745 qui résulte des huit expériences de Regnault et Reiset; les écarts sont néanmoins assez considérables, puisqu'ils vont de 0,62 à 0,90.

Si nous divisons les chiens, par leurs poids, en trois groupes, nous avons le quotient respiratoire suivant :

	Moyennes.
8 chiens de 10 à 28 kilogrammes. . .	0,74
5 chiens de 6 à 10 — . . .	0,74
13 chiens de 2 à 5 — . . .	0,75

Il est donc évident que la taille des chiens n'influe pas sur le quotient respiratoire. On sait que c'est l'alimentation surtout qui le modifie, et tous nos chiens étaient, sinon à l'état de jeûne absolu, du moins privés d'aliments depuis cinq ou dix heures.

1. On verra dans le mémoire suivant que ces corrections ont été faites et modifient légèrement nos chiffres.

La ventilation ne peut pas être regardée comme une ventilation tout à fait normale, attendu que les chiens trachéotomisés se débattent vigoureusement, essayant de crier, et font les mouvements respiratoires qui correspondent au cri. C'est donc une ventilation de défense et d'efforts, plus qu'une ventilation normale. Mais je ne vois guère par quel procédé on pourrait avoir exactement la ventilation normale d'un chien soumis à l'expérimentation ; car tout musèlement, toute contention, doivent changer son état psychique, et par conséquent sa ventilation pulmonaire, étroitement soumise à l'état psychique.

Quoi qu'il en soit de cette cause d'erreur, si nous éliminons les expériences VIII et XIII, où l'animal respirait à travers une forte pression, nous avons les chiffres suivants pour la ventilation par kilogramme et par heure :

	Ventilation.
2 chiens de 21 à 28 kilogrammes. . .	21 litres.
9 chiens de 11 à 14 — . . .	28 —
3 chiens de 6 à 9 — . . .	44 —

Si nous rangeons en séries ces diverses expériences, d'après le poids du chien expérimenté, et en ne tenant compte ni du quotient respiratoire ni de la ventilation, nous avons le tableau suivant, où les quantités d'acide carbonique sont évaluées non en volumes, mais en poids.

Ces chiffres nous montrent que la quantité de CO^2 produite par un kilogramme d'animal est proportionnelle, inversement, au poids, c'est-à-dire au volume de l'animal. A mesure que le poids du chien devient plus petit, ses combustions respiratoires augmentent, et, quoiqu'il y ait des écarts notables dans les chiffres que nous donnons ici, on voit que, dans l'ensemble, la moyenne est très régulière.

Il s'agit alors de mesurer la surface du corps, mesure qui a été tentée par divers physiologistes: par Rameaux [1], et sur-

1. *Mémoires de l'Académie royale de Belgique*, t. XXIX, 12 mai 1857

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	POIDS MOYEN.	QUANTITÉ de CO^2 PAR KILOGRAMME et PAR HEURE (en grammes).	MOYENNES de CO^2 PAR KILOGRAMME et PAR HEURE.
		1er GROUPE		
	kilog.	kilog.	grammes.	grammes.
L.	28,0	24,0	0,920	1,026
II.	26,0		1,132	
III.	21,0		0,886	
IV.	20,0		1,164	
		2e GROUPE		
V.	14,0	13,5	1,360	1,210
VI	13,0		1,722	
VII.	13,0		0,930	
VIII.	13,0		0,836	
IX	13,0		1,202	
		3e GROUPE		
X.	12,0	11,5	1,000	1,380
XI	12,0		1,310	
XII.	12,0		1,512	
XIII.	11,5		1,622	
XIV.	11,0		1,146	
XV.	11,0		1,000	
XVI.	11,0		1,890	
		4e GROUPE		
XVII	10,0	9,0	1,440	1,506
XVIII.	9,5		1,726	
XIX.	8,0		1,316	
XX.	8,0		1,545	
		5e GROUPE		
XXI.	7,0	6,5	1,332	1,624
XXII	6,4		2,282	
XXIII.	6,0		1,260	
		6e GROUPE		
XXIV.	5,6	5,0	1,592	1,688
XXV	4,7		1,800	
XXVI.	4,7		1,676	
		7e GROUPE		
XXVII	3,8	3,1	1,276	1,964
XXVIII	3,5		1,342	
XXIX.	2,8		2,728	
XXX	2,8		2,558	
XXXI.	2,8		2,130	
XXXII	2,8		1,752	
		8e GROUPE		
XXXIV..	2,5	2,35	1,584	2,265
XXXV	2,5		2,160	
XXXVI. . . .	2,2		2,628	
XXXVII. . . .	2,2		2,688	

tout, plus récemment, par M. Rubner[1], par M. Hoesslin[2] et par M. Meeh[3].

D'abord, comme, chez les animaux de différentes tailles, le poids spécifique des différents tissus reste vraisemblablement le même, on peut supposer que leurs poids et leurs volumes sont rigoureusement proportionnels, et que les chiffres des poids indiqueront exactement les volumes relatifs.

Cela posé, M. Meeh admet que la surface, pour des animaux dont la forme est très irrégulière, présente dans ses rapports avec le volume une constante qu'il détermine expérimentalement. Soit alors la formule suivante:

$$S = \sqrt[3]{P^2};$$

P étant le poids et S étant la surface. En appelant K une constante déterminée par l'expérience directe, on a :

$$S = K\sqrt[3]{P^2}.$$

Donc, en connaissant K et P, on peut calculer S.

En appliquant cette formule à nos chiens de différentes tailles, et en prenant la valeur de K, déterminée par M. Meeh et M. Rubner, et, d'après eux, égale à 11,2, nous avons la production suivante de CO^2 par centimètre carré de surface:

POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	SURFACE en CENTIMÈTRES CARRÉS.	CO^2 PRODUIT par CENTIMÈTRE CARRÉ (en grammes).	MOYENNES DE CO^2 PRODUIT par centimètre carré.
24,0	9,296	0,00265	
13,5	6,272	0,00260	0,00270
11,5	5,656	0,00281	
9,0	4,816	0,00281	
6,5	3,920	0,00269	
5,0	3,282	0,00257	0,00269
3,1	2,341	0,00271	
2,3	1,926	0,00270	

1. *Zeitschrift für Biologie,* 1882, t. XIX, p. 535.
2. *Archiv für Physiologie,* 1888, p. 323.
3. *Zeitschrift für Biologie,* 1879, t. XV, p. 425.

Il résulte de ces chiffres que la production de CO^2 est très exactement proportionnelle à la surface[1].

Cette influence de la surface tégumentaire sur la quantité de CO^2 produite n'est pas due à ce que les tissus des gros et des petits animaux sont de nature différente, mais bien à ce que le système nerveux des uns et des autres est diversement excité.

Je donne la démonstration de ce fait dans le mémoire suivant; mais je veux auparavant comparer les chiffres que j'ai obtenus à ceux qu'ont donnés les auteurs qui se sont occupés de cette importante question.

§ II. — *Comparaison avec les expériences des autres auteurs.*

Il ne faudrait pas croire que les chiffres fournis par les différents auteurs qui ont étudié les échanges respiratoires chez le chien soient nombreux. Au premier abord, sans avoir fait de recherches spéciales à ce sujet, on est tenté de s'imaginer que les documents, à cet égard, sont considérables; mais, de fait, il n'en est pas ainsi, et on ne trouve qu'un petit nombre de chiffres qui se rapportent à des chiens de tailles différentes. Le plus souvent, on a étudié les conditions physiologiques multiples qui déterminent une exhalation de CO^2 plus ou moins active : l'état de jeûne, les intoxications diverses, la température extérieure, etc.

De là, comme on va le voir, une pénurie de documents telle que nos mensurations portent sur un nombre de chiens aussi considérable que la totalité des mensurations antérieures.

Mentionnons d'abord les recherches de Regnault et Reiset[2].

1. Cette proportionnalité à la surface avait été admise par Bergmann d'une part, et d'autre part par Regnault et Reiset pour des animaux d'espèce différente : mais ils ne l'ont jamais établie pour des animaux de même espèce et de taille différente. Le mémoire de C. Bergmann (*Uber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. Göttingen, 1848) est assez intéressant à lire; mais il ne contient pas de données numériques ni de mesures.

2. *Recherches chimiques sur la respiration des animaux de différentes classes*. Paris, 1849.

Leurs chiffres portent sur six chiens différents, pesant: 6,300, 6,200, 6,200, 4,800, 5,600 et 5,400 grammes. Le premier chien a été 7 fois expérimenté, dans des conditions d'alimentation différente; cela fait 12 expériences portant sur 6 chiens. Le poids moyen dans ces 12 expériences est de 6 kilogrammes, et la quantité moyenne de CO^2 par kilogramme et par heure est de $1^{gr},260$, avec un quotient respiratoire de 0,75. L'écart entre le maximum et le minimum de CO^2 va de $0^{gr},896$, état de jeûne, à $1^{gr},736$, alimentation féculente.

Les recherches de MM. Pettenkoffer et Voit[1] sont au nombre de 17; mais elles ne portent que sur un seul chien, du poids moyen de 33 kilogrammes, lequel animal a produit en moyenne $0^{gr},668$ de CO^2 par kilogramme et par heure, avec un quotient respiratoire moyen de 0,91. L'écart maximum est compris entre $0^{gr},456$ et $1^{gr},061$; mais les expériences des savants physiologistes de Munich avaient pour but de mesurer la consommation alimentaire et son influence sur les échanges.

M. Bauer[2], étudiant l'influence des hémorrhagies, a dosé l'acide carbonique et l'oxygène sur un chien pesant 4,500 grammes. Il a fait 14 expériences, tant sur le chien hémorrhagié que sur le chien normal, à jeun ou en état d'alimentation. La moyenne de CO^2 produit est de $1^{gr},387$, avec un minimum de 0,775 et un maximum de $7^{gr},694$. Mais ces moyennes ne peuvent guère servir, puisqu'elles portent sur un animal profondément modifié par l'expérimentation.

MM. Bauer et Bœck[3], étudiant les effets de différentes substances (morphine, quinine, alcool et digitaline) sur des chiens et des chats normaux, ont expérimenté d'abord sur 6 chiens normaux, pesant 2,000, 2,100, 4,500, 4,200, 4,500

1. *Zeitschrift für Biologie*, 1873, t. IX, p. 1 à 41.
2. *Zeitschrift für Biologie*, 1872, t. VIII, p. 586.
3. *Zeitschrift für Biologie*, 1874, t. X, p. 340.

et 4,000 grammes, et ils ont fait 29 expériences. Voici comment nous pouvons résumer leurs recherches :

	CO^2 — grammes.	Quotient respiratoire.
Chien de 2 000 grammes. . .	1,754	0,64
Chien de 2 100 — . . .	2,936	0,57
Chien de 4 500 — . . .	3,203	0,54
Chien de 4 200 — . . .	4,643	0,55
Chien de 4 500 — . . .	2,296	0,55
Chien de 4 000 — . . .	5,375	0,58

Mais les écarts sont considérables, puisque dans une expérience sur un chien de 4 kilogrammes nous avons une production de $5^{gr},833$, et sur un autre de $4^{kil},500$ nous n'avons que $1^{gr},545$. Il sera bon aussi de remarquer combien ces chiffres de MM. Bauer et Bœck diffèrent des chiffres de Regnault et Reiset, qui portent cependant sur des chiens à peu près semblables comme poids. Ainsi, d'après Regnault et Reiset, un chien de $4^{kil},700$ a produit par kilogramme et par heure $1^{gr}111$ de CO^2, c'est-à-dire la cinquième partie seulement de ce qu'aurait produit un des chiens de 4 kilogrammes de M. Bauer.

MM. Leyden et Frankel[1], pour étudier la fièvre chez les chiens, ont mesuré les produits respiratoires chez des chiens variant de 14 à 37 kilogrammes, et ils ont trouvé les chiffres suivants, pour production de CO^2 en grammes, par kilogramme et par heure (nous rangeons les chiens d'après leur poids et nous éliminons naturellement des calculs les dosages faits après l'injection de substances septiques) :

kilog.	CO^2. — grammes.
Chien de 34,0. . .	0,709
Chien de 28,0. . .	0,600
Chien de 26,0. . .	0,848
Chien de 22,0. . .	0,911
Chien de 21,0. . .	0,585
Chien de 19,6. . .	0,554
Chien de 19,6. . .	1,000
Chien de 14,5. . .	0,692

1. *Archiv für path. Anat. und Physiologie*, 1879, t. LXXVII, p. 136.

Les écarts sont aussi assez notables, mais moindres que dans les expériences de MM. Bauer et Bœck.

M. Senator [1], dans ses recherches calorimétriques, a étudié sur trois chiens de 5,400, 6,100 et de 7,500 grammes la production de chaleur et de CO^2, à l'état de jeûne et à l'état d'alimentation.

A l'état de jeûne, les quantités d'acide carbonique ont été de 0gr,612 et 0gr,406. Dans les autres expériences, faites sur les trois chiens à l'état d'alimentation, nous avons :

	kilog.	grammes.
Chien de	5,400. . . .	0,640 et 0,937
Chien de	6,100. . . .	0,722 et 0,793
Chien de	7,500. . . .	0,420 et 0,513

La moyenne de ces chiffres est de 0gr,671. On remarquera que ce chiffre est extrêmement faible. Certains chiffres, notamment celui de l'expérience VIII, où un chien en digestion n'a produit que 0gr,400 d'acide carbonique, sont bien au-dessous des chiffres donnés par les autres auteurs.

Je mentionnerai aussi les recherches données par M. Wood [2], exprimées dans le système suranné de mensurations anglaises, qui portent sur 5 chiens et peuvent, après qu'on les a ramenées au système métrique, se résumer ainsi :

	kilog.	grammes.
Chien de	14,400. . . .	0,418
Chien de	9,000. . . .	0,830
Chien de	8,000. . . .	0,883
Chien de	7,650. . . .	2,447
Chien de	6,750. . . .	0,939

Mais je ne suis pas assuré de n'avoir pas fait d'erreur dans les calculs, et, en tous cas, on voit les différences considérables qui empêchent de conclure d'elles quoi que ce soit de précis, puisque les différences vont du simple au sextuple.

1. *Archiv für Anatomie und Physiologie,* 1872, p. 1.

2. *Fever, a study in morbid and normal Physiology.* — *Smithsonian contributions,* nº 357. Philadelphie, 1889. In-4º.

M. Page[1] a dosé la production d'acide carbonique sur un chien de 4 kilogrammes, et il a montré qu'elle variait avec la température.

Enfin MM. Quinquaud et Gréhant[2] ont étudié l'influence des inflammations pulmonaires sur l'exhalation de CO^2, chez les chiens.

A l'état normal, ils ont trouvé les quantités suivantes par kilogramme et par heure :

kilog.	grammes.
Chien de 18,300.	1,230
Chien de 16,000.	1,329
Chien de 11,000 (moy. de 3 exp.).	1,841
Chien de 6,300.	1,829

Mais les expériences de ces physiologistes ne portent que sur une très courte durée et, par conséquent, sont très sujettes à erreur. Ce n'est pas pendant une période de quelques minutes, quand le chien s'agite et se débat, qu'on peut espérer connaître la mesure de ses échanges respiratoires à l'état normal.

Si nous résumons ces différentes expériences, nous voyons qu'elles portent sur 37 chiens différents[3] ; mais les procédés sont tellement variables qu'on ne peut guère conclure avec certitude. En comparant, par exemple, une expérience de M. Senator, où la production est de $0^{gr},400$, et une expérience de MM. Bauer et Bœck, où la production est de $5^{gr},830$, on verra que toute bonne moyenne est illusoire. Ces divergences considérables et cette relative pénurie de documents expliquent la nécessité où nous nous sommes trouvé de faire les expériences ci-dessus mentionnées.

Nous donnons cependant le résumé des nombres trouvés par ces divers savants, en rangeant les chiens d'après la taille.

1. *Journal of Physiology*, t. II, 1879, p. 228 à 235.
2. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XVIII, 1882, p. 469.
3. Nos expériences portent précisément sur le même nombre de chiens.

OBSERVATEURS.	POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	NOMBRE D'EXPÉRIENCES.	CO^2 par KILOGRAMME et par heure.	QUOTIENT RESPIRATOIRE.
Leyden et Frankel . .	34	1	0,709	»
Pettenkoffer et Voit. .	33	17	0,668	0,91
Leyden et Frankel. .	28	1	0,600	»
Leyden et Frankel. .	26	1	0,848	»
Leyden et Frankel. .	22	1	0,911	»
Leyden et Frankel. .	21	1	0,585	»
Leyden et Frankel. .	20	2	0,777	»
Gréhant et Quinquaud.	18	1	1 230	»
Gréhant et Quinquaud.	16	1	1 329	»
Wood.	14,5	1	0,418	»
Leyden et Frankel. .	14,5	1	0,692	»
Gréhant et Quinquaud.	11	1	0,841	»
Wood.	9	1	0,830	»
Wood.	8	1	0,883	»
Wood.	7,5	1	2 447	»
Wood.	6,75	1	0,939	»
Gréhant et Quinquaud.	6,30	1	1 829	»
Regnault et Reiset . .	6	12	1 260	0,75
Senator.	6	2	0,760	»
Senator.	5,3	9	0,690	»
Bauer et Bœck. . .	5,2	7	1 288	»
Bauer.	4,5	14	1 387	0,92
Bauer et Bœck. . . .	4,50	18	3 389	0,56
Page.	4	4	1 126	»
Wood	4	4	1 127	»

On voit que ces chiffres tout à fait divergents se prêtent peu à l'analyse; cependant, en les groupant, on a les données satisfaisantes qui suivent :

POIDS des CHIENS.	NOMBRE D'OBSERVATIONS.	CO^2 PAR KILOGRAMME et par heure.	MOYENNE DES POIDS en kilogrammes.
De 20 à 35 kilogrammes.	24	0,690	32
De 8 à 18 —	7	0,889	14
De 6 à 8 —	17	1,285	6
De 4 à 6 —	56	1,869	4,5

En comparant ces chiffres aux miens, on voit que dans mes expériences la quantité de CO^2 est notablement plus forte. Cela tient sans doute à ce que je faisais respirer les chiens à travers une canule trachéale, et que, dans ces conditions, ils font des efforts musculaires et se débattent.

Mais, si l'on trace une double courbe graphique, pour mes expériences d'une part, d'autre part pour la moyenne des expériences des autres physiologistes, on voit que les deux courbes sont similaires et comparables.

Le tableau suivant présente :

1° La moyenne des expériences des divers auteurs ;

2° La moyenne de mes expériences ;

3° La moyenne générale.

(Les chiffres sont obtenus graphiquement.)

POIDS DES CHIENS.	EXPÉRIENCES. DIVERSES.	EXPÉRIENCES PERSONNELLES.	MOYENNES GÉNÉRALES.
	grammes.	grammes.	grammes.
Chien de 24 kilogrammes.	0,77	1,10	0,88
— 20 —	0,81	1,13	0,92
— 16 —	0,87	1,16	0,97
— 14 —	0,90	1,17	0,99
— 12 —	0,98	1,25	1,07
— 10 —	1,08	1,38	1,18
— 8 —	1,18	1,52	1,29
— 6 —	1,27	1,59	1,38
— 5 —	1,60	1,68	1,63
— 4 —	1,80	1,80	1,80
— 3 —	»	2,09	2,09

Ces chiffres ont les avantages et les inconvénients des moyennes ; ils représentent évidemment quelque chose d'artificiel, puisqu'on y fait entrer des nombres à divergences considérables ; mais, d'autre part, ils se corrigent l'un par l'autre, et fournissent le taux respiratoire du *chien moyen*, pour emprunter ce terme aux statisticiens.

En tout cas, on voit avec quelle netteté apparaît l'influence de la taille sur les combustions respiratoires [1].

De là cette conclusion générale : *La quantité des combustions respiratoires est, chez les divers individus de même espèce, toutes conditions égales d'ailleurs, exactement proportionnelle à l'étendue de la surface tégumentaire.*

1. Voir dans le *Mémoire* suivant les additions et modifications que comporte ce tableau demi-schématique (p. 554).

XVII

DE L'INFLUENCE DU CHLORAL

SUR LES

ACTIONS CHIMIQUES RESPIRATOIRES

CHEZ LE CHIEN

Par M. Charles Richet.

Nous avons montré dans le précédent mémoire que les chiens de taille différente produisent des quantités d'acide carbonique différentes et proportionnelles inversement à leur taille, de telle sorte que, pour l'unité de surface, la quantité d'acide carbonique est sensiblement identique. Il faut maintenant établir que cette proportionnalité des échanges respiratoires à la taille est un phénomène de *régulation*, par conséquent un phénomène dirigé par les centres bulbo-encéphaliques. En effet, des chiens de taille différente, s'ils sont empoisonnés par le chloral, produisent des quantités d'acide carbonique exactement proportionnelles à leur poids : car l'influence du système nerveux régulateur est abolie.

I

De la dose de chloral nécessaire.

Le meilleur procédé pour anesthésier complètement un chien, en graduant exactement la dose, m'a paru être l'injection intrapéritonéale. Si l'on emploie une solution contenant 100 grammes de chloral par litre, on n'observe pas d'accidents inflammatoires du côté du péritoine. Il va sans dire que la piqûre de l'intestin n'est pas à craindre : car l'intestin fuit devant l'aiguille, et n'est jamais blessé.

En associant du chlorhydrate de morphine au chloral, on obtient un sommeil calme, profond et prolongé. Alors l'anesthésie est complète, si la dose de chloral a été suffisante. La meilleure quantité de morphine à mettre en solution m'a paru être de $0^{gr},50$ par litre.

La même solution aqueuse contient donc par litre 100 grammes de chloral et $0^{gr},50$ de morphine.

On n'a pas, en opérant ainsi, à redouter les syncopes cardiaques dues au contact de la solution chloralique avec l'endocarde, et on peut graduer rigoureusement, par rapport au poids de l'animal, la quantité de chloral qu'on veut lui administrer.

Pour obtenir l'anesthésie complète, une dose de $0^{gr},40$ par kilogramme est nécessaire. C'est même une dose un peu faible, et, en général, je pousse jusqu'à $0^{gr},50$. On peut même aller jusqu'à $0^{gr},60$. Mais ce chiffre est un chiffre extrême; car les chiens ayant reçu plus de $0^{gr},6$ finissent presque tous par mourir, comme l'indique le tableau suivant, où sont marqués les chiens morts à la suite de l'injection de chloral.

POIDS DU CHIEN en kilogrammes.	DOSE DE CHLORAL par kilogramme.	CONCLUSION.	POIDS DU CHIEN en kilogrammes.	DOSE DE CHLORAL par kilogramme.	CONCLUSION.
	grammes.			grammes.	
5,850	0,770	Mort.	13,500	0,666	Mort.
6,700	0,746	Mort.	13,000	0,654	Mort.
25,500	0,706	Mort.	8,700	0,553	Vit.

Les chiens chloralisés respiraient par la soupape de Muller, et le dosage se fait par la méthode des trois compteurs. La pression à l'*expiration* devait être très faible, de $0^{m},01$ d'eau à peine, car, ainsi que nous l'avons montré, M. Langlois et moi, dans un précédent travail[1], chez ces animaux profondément anesthésiés, la force de l'expiration a diminué énormément et ne peut vaincre une résistance même très faible.

II

De l'acide carbonique des chiens normaux.

Avant de donner le tableau complet des expériences que j'ai faites sur des chiens chloralisés avec une dose supérieure à $0^{gr},4$ par kilogramme, je rapporterai quelques nouvelles expériences faites par moi, et quelques autres dues à M. Bohr[2], que je n'avais pas inscrites dans ma précédente liste (p. 538).

EXPÉRIENCES PERSONNELLES.

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	CO^2 EN GRAMMES par kilogramme et par heure.	QUOTIENT RESPIRATOIRE.	VENTILATION EN LITRES par kilogramme et par heure.
XXXIX.	35	1,222	0,80	26,9
XL.	23	1,483	0,80	44,0
XLI.	12	0,947	0,80	51,0

1. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 12 août 1889, t. CIX.
2. *Centralblatt für Physiologie*, 1888, p. 439.

EXPÉRIENCES DE M. BOHR.

		CO^2 par kilogramme et par heure.
	kg.	kilogrammes.
Chien de	31,5	0,321
— de	28,6	1,251
— de	13,5	1,209

Enfin, je dois faire une rectification importante à tous les chiffres que j'ai donnés. Cette rectification ne change absolument rien à mes conclusions ; mais elle abaisse un peu les quantités d'acide carbonique que j'avais indiquées.

En effet, dans mes calculs de l'acide carbonique par poids et en poids, je n'avais pas fait les corrections habituelles de température et de pression qui ne changent que la seconde décimale. Il y a tant d'autres causes qui font varier la production de CO^2 que cette correction m'avait paru être sans importance. Mais, quand il s'agit de chiffres nombreux se compensant l'un par l'autre, au point de vue du mouvement, de l'alimentation, de la température extérieure, etc., cette correction finit par prendre une certaine valeur. Aussi, en me reportant à mes cahiers d'expérience, ai-je pu la faire, et ce sont ces chiffres ainsi modifiés, auxquels s'ajoutent les trois expériences ci-dessus mentionnées, que je présente ici sous la forme d'un tableau, pages 552 et 553, qui corrige et complète le précédent.

On remarquera que maintenant mes chiffres se rapprochent beaucoup plus de ceux qu'avaient donnés les physiologistes qui ont fait la mesure des échanges, et que, s'il y a encore une différence en faveur de mes chiffres, cela tient à ce que les animaux en expérience étaient trachéotomisés, et se débattaient souvent avec une grande énergie, ce qui accroît, comme on sait, la production d'acide carbonique.

Si, alors, aux observations des autres physiologistes, on ajoute celles de M. Bohr, et si on prend la moyenne générale,

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	POIDS MOYEN en kilogrammes.	CO^2 en grammes PAR KILOGRAMME et PAR HEURE.	MOYENNE de CO^2 en grammes PAR KILOGRAMME et PAR HEURE.
		1er GROUPE		
XXXIX. . . .	35	25,5	1,222	1,086
I	28		0,856	
II.	26		1,047	
XL	23		1,483	
III	21		0,820	
IV	20		1,077	
		2e GROUPE		
V.	14	13,5	1.251	1,114
VI	13		1,584	
VII.	13		0,856	
VIII.	13		0,773	
IX	13		1,106	
		3e GROUPE		
XLI.	12	11,5	0,947	1,212
X.	12		0,925	
XI	12		1,212	
XII.	12		1,391	
XIII.	11,5		1,500	
XIV.	11		1,054	
XV.	11		0,920	
XVI.	11		1,748	
		4e GROUPE		
XVII	10	9	1,325	1,377
XVIII.	9,5		1,597	
XIX.	8		1,498	
XX.	8		1,391	
		5e GROUPE		
XXI.	7	6,5	1,225	1,489
XXII	6,4		2,077	
XXIII.	6		1,166	

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	POIDS MOYEN en kilogrammes.	CO^2 en grammes PAR KILOGRAMME et PAR HEURE.	MOYENNE de CO^2 en grammes PAR KILOGRAMME et PAR HEURE.
		6e GROUPE		
XXIV.	5,6	5	1,465	1,554
XXV	4,7		1,656	
XXVI. . . .	4,7		1,452	
		7e GROUPE		
XXVII.	3,8	3,1	1,174	1,777
XXVIII. . . .	3,5		1,241	
XXIX.	2,8		2,455	
XXX	2,8		2,302	
XXXI.	2,8		1,917	
XXXII.	2,8		1,577	
		8e GROUPE		
XXXIV. . . .	2,5	2,35	1,458	2,057
XXXV.. . . .	2,5		1,987	
XXXVI. . . .	2,2		2,365	
XXXVII. . . .	2,2		5,419	

déduite graphiquement de la courbe, on a les chiffres suivants, donnant, avec une précision assez satisfaisante, l'activité respiratoire chimique du chien *moyen*, de tailles différentes.

POIDS DES CHIENS.	MOYENNE DES POIDS en kilogrammes.	NOMBRE D'OBSERVATIONS.	CO^2 MOYEN PAR KILOGRAMME et par heure.
De 20 à 35 kilogrammes . . .	32	26	0,697
De 8 à 18 — . . .	14	8	0,929
De 6 à 8 — . . .	6	17	1,285
De 4 à 6 — . . .	4,5	56	1,869

MOYENNE GÉNÉRALE (DEMI-SCHÉMATIQUE.)

	CO^2. — grammes.		CO^2. — grammes.
Chien de 26 kilog. . .	0,925	Chien de 10 kilog. . .	1,200
— 24 — . . .	0,940	— 8 — . . .	1,300
— 20 — . . .	0,970	— 6 — . . .	1,400
— 16 — . . .	1,200	— 5 — . . .	1,550
— 14 — . . .	1,045	— 4 — . . .	1,750
— 12 — . . .	1,120		

III

De l'acide carbonique des chiens chloralisés.

Voici d'abord le tableau donnant le résumé de toutes les expériences.

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS DES CHIENS en kilogrammes.	DOSE DE CHLORAL par kilogramme.	RAPPORT $\frac{CO^2}{O^2}$ en volumes.	VENTILATION en litres d'air par kilogramme.	PRODUCTION de CO^2 en grammes par kilogramme.
I.	35	0,429	0,91	6,9	0,465
II.	28	0,500	0,93	13,1	0,622
III.	23	0,435	0,77	9,0	0,523
IV.	14	0,500	0,96	4,5 [1]	0,594
V.	13,5	0,666	0,80	?	0,473
VI.	13,3	?	?	?	0,644
VII.	13,0	0,673	0,77	6,5	0,607
VIII.	12,5	0,650	?	?	0,639
IX.	12,0	0,458	0,72	10,1	0,625
X.	9,0	0,510	0,60	9,3	0,526
XI.	8,65	0,543	0,81	?	0,694
XII.	8,65	0,509	0,89	?	0,815
XIII.	7,20	0,472	0,75	21,2	0,787
XIV.	5,70	0,456	0,73	?	0,694
XV.	5,50	0,454	0,75	?	0,341
XVI.	4,70	0.425	0,74	?	0,401
XVII.	4,70	0,746	0,80	?	0,704
XVIII.	4,70	0,425	0,74	?	0.615
XIX.	4,70	0,531	0,83	?	0,681
XX.	4,20	?	?	?	0,644
MOYENNE GÉNÉRALE.	»	0,510	0,80	?	0,610

1. Dans cette expérience, l'animal respirait non de l'air libre, mais de l'oxygène.

En groupant les chiens par rang de taille, on peut faire quatre groupes[1].

NUMÉROS des groupes.	POIDS DES CHIENS.	MOYENNE DES POIDS en kilogrammes.	MOYENNE de CO^2 en grammes.
III	De 23 à 35 kilogrammes. . .	28,5	0,550
V	De 12 à 14 — . . .	13,0	0,597
VI	De 5,50 à 9 — . . .	7,75	0,643
IV	De 4,2 à 4,7 — . . .	4,5	0,609

En étudiant les chiffres de ce tableau, on voit la conclusion importante qui en résulte, c'est que la taille ne modifie plus, chez le chien chloralisé comme chez le chien normal, la production d'acide carbonique par kilogramme. Les gros chiens et les petits chiens produisent, les uns et les autres, à peu près autant. Le minimum de CO^2 s'observe chez un chien de $4^{kg},5$ et le maximum chez un chien de $7^{kg},200$.

Si, chez les chiens normaux, la production des échanges chimiques est proportionnelle à la taille, cela tient à ce que les chiens normaux luttent contre le refroidissement extérieur, et ils doivent lutter efficacement, sous peine de se refroidir et d'avoir une température au-dessous de la normale. Or, pour résister au froid, les petits chiens ont beaucoup plus à faire que les gros, ayant, par rapport à l'unité de poids, une surface bien plus considérable, autrement dit une cause de refroidissement plus active.

Aussi voyons-nous les petits chiens avoir une activité chimique deux et trois fois plus forte que les gros chiens, et cependant la température des uns et des autres est la même.

1. Ces chiffres diffèrent tant soit peu de ceux que j'ai donnés dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIX, p. 192, juillet 1889; mais j'y ai ajouté des expériences nouvelles : j'en ai retranché une qui me paraissait insuffisante, et j'ai soumis tous mes chiffres à la même revision que plus haut.

Mais, quand l'animal est chloralisé, les conditions changent. Le système nerveux central est tellement affaibli qu'il ne peut plus lutter contre le froid extérieur. Il ne reste, en fait d'échanges chimiques, que ceux qui sont indispensables à la vie normale des tissus, et cette activité chimique devient proportionnelle non plus à la surface, mais au poids même de l'animal, qui produit par kilogramme un minimum d'acide carbonique, à peu près $0^{gr},660$ par kilogramme et par heure.

Un gros chien chloralisé ne diminue ses échanges que de 30 p. 100, tandis qu'un petit chien chloralisé diminue ses échanges de 70 p. 100.

Si ces faits sont exacts, il doit s'ensuivre ceci : c'est qu'en chloralisant par la même quantité de chloral un gros chien et un petit chien, le gros chien se refroidira beaucoup moins vite que le petit. Or, c'est ce qu'on observe, comme le prouvent les expériences suivantes :

A. Le 15 mai, on donne à un gros chien de 28 kilogrammes une dose de $0^{gr},500$ de chloral par kil. Au moment de l'injection, à 1 h. 40 m., sa température est de 38°,7; à 4 h. 25 m., elle est de 37°,35. A la même heure, 1 h. 40 m., on a donné à un petit chien King-Charles de $5^{kg},400$ la même dose proportionnelle de chloral. Sa température au moment de l'injection est de 39°,10; à 2 h. 10 m., elle est de 37°,30. Ainsi, en 17 minutes, la température du petit chien a baissé plus vite que la température du gros chien en 3 heures.

B. Le 5 mai, on donne à trois chiens la même dose proportionnelle de chloral, soit $0^{gr},500$ par kilogramme. A 10 heures, au moment de l'injection péritonéale, la température du chien de 23 kilogrammes est de 38°,5, celle du chien de $8^{gr},9$ est de 40°, celle du chien de 7 kilogrammes est de 39°,75. A 1 h. 20 m., c'est-à-dire 3 heures après l'injection, les températures sont :

	degrés.
Pour le chien de 23 kilogrammes. . .	34,80
Pour le chien de $8^{kg},9$.	32,10
Pour le chien de 7 kilogrammes. . .	33,50

C. Le 4 mai, on donne à deux chiens la même dose proportionnelle de chloral. L'injection est faite à 2 h. 30 m.; la température du chien de

$25^{kg},5$ est de 39°,2, celle du petit chien terrier de $6^{kg},700$ est de 39°, et on a les températures suivantes :

	Gros chien.	Petit chien.
	degrés.	degrés.
4 h. 45.	36,95	31,90
5 h. 30.	36,20	29,25
6 h. 20.	35,65	28,50

Ces expériences prouvent nettement que la même quantité (proportionnelle) de chloral refroidit beaucoup plus vite un petit chien qu'un gros chien, parce qu'elle diminue bien davantage l'activité de ses combustions chimiques.

IV

Conclusions théoriques.

Comment la surface du corps peut-elle déterminer des échanges chimiques plus ou moins actifs? Telle est la première question qui s'est posée à nous, et nous l'avons résolue partiellement en prouvant que cette régulation est fonction du système nerveux. Quand l'activité du système nerveux est abolie par le chloral, alors il ne peut plus être question de régulation ; les combustions deviennent proportionnelles à la masse du corps, non plus à la surface tégumentaire.

Mais il s'agit de savoir comment le système nerveux arrive à cette régulation.

Il ne peut d'abord être question des vaso-moteurs, puisque ici ce n'est pas la calorimétrie qui est en jeu (perte de chaleur); mais des échanges chimiques eux-mêmes (production de chaleur), cause immédiate de tous les phénomènes calorifiques de l'organisme.

Ces échanges chimiques plus actifs peuvent porter soit sur les muscles, soit sur les viscères, appareils glandulaires, etc.

Or les glandes de l'organisme, — surtout le foie qui en représente la portion principale, — quoique étant assurément soumises au système nerveux, ne suffiraient pas pour accroître la température d'un petit chien autant qu'il le faudrait pour compenser le refroidissement de la périphérie. Un chien de 3 kilogrammes, dont le foie pèse à peu près 200 grammes, produit, à l'état normal, à peu près 6 grammes de CO^2, et quand il est chloralisé, il n'en produit plus que $1^{gr},8$; par conséquent, les 200 grammes de foie pourraient, sous l'influence d'une stimulation nerveuse, produire $4^{gr},2$ d'acide carbonique, soit à peu près 20 grammes par kilogramme et par heure pour le tissu hépatique, ce qui est passablement absurde.

On ne voit donc guère, en dernière analyse, que le système musculaire, dont l'excitation par le système nerveux peut amener un excédent de combustions.

Que l'on compare, en effet, les gros et les petits chiens, on verra que les gros chiens sont lents, paresseux, se traînant à grand'peine, endormis dans leurs niches ou sur le seuil des portes; par exemple les terre-neuve et les chiens des Pyrénées. Dès le moindre effort musculaire, ils sont essoufflés, et on voit apparaître cette polypnée thermique, destinée au refroidissement, et sur laquelle j'ai assez insisté dans un autre mémoire[1] pour n'avoir plus besoin d'y revenir.

Au contraire, les chiens de petite taille sont toujours en mouvement, à l'exception peut-être de quelques vieux chiens à demi impotents et couverts d'une épaisse couche de graisse. Cette graisse les protège efficacement contre le froid, à peu près aussi bien que le tissu sous-cutané des phoques les défend contre le froid des mers polaires. Les gros chiens sont peu remuants, les petits chiens sont toujours en éveil.

Si ces petits chiens viennent à s'endormir et que la température extérieure ne soit pas très élevée, alors survient un autre phénomène musculaire qui compense le repos muscu-

1. Voy. plus haut, p. 431.

laire du sommeil : c'est le frisson et le tremblement; les petits chiens endormis tremblent perpétuellement. On peut même faire cette remarque curieuse que ce tremblement, parfois très intense, est synchrone avec les mouvements d'inspiration. Au moment où l'inspiration se fait, moment qui correspond sans doute à une excitabilité du bulbe plus grande, il y a un frisson général, dont les périodes vont de pair avec les périodes inspiratoires; les deux phénomènes étant dirigés l'un et l'autre par une stimulation bulbaire du bulbe rythmiquement excité.

Je serais donc tenté de croire que, si le chloral supprime la régulation thermique des organismes homéothermes, c'est surtout parce qu'il supprime les contractions et les mouvements musculaires, qui sont notre principal appareil de régulation thermique.

XVIII

DE LA MESURE

DES COMBUSTIONS RESPIRATOIRES

CHEZ LES MAMMIFÈRES

Par M. Charles Richet.

Pour faire suite aux mémoires publiés plus haut sur la mesure des combustions respiratoires chez les chiens[1], je viens donner la série des mesures faites sur les petits mammifères, lapins, cobayes et rats.

Je tâcherai de montrer que la loi de proportionnalité des échanges avec la surface se vérifie chez eux comme sur les chiens.

Je comparerai ensuite ces chiffres à ceux que d'autres auteurs ont obtenus, tant sur les petits que sur les gros mammifères.

1. Voy. plus haut, pp. 532-559.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS du LAPIN.	CO^2 PRODUIT PAR KILOGRAMME et par heure.	NOMS des AUTEURS.
	grammes.	grammes.	
I.	4 140	1,172	Regnault et Reiset.
II..	4 000	1,172	Regnault et Reiset.
III.	3 800	1,205	Regnault et Reiset.
IV.	3 600	0,741	Regnault et Reiset.
V..	3 600	0,998	Regnault et Reiset.
VI.	3 130	1,108	Frédéricq.
VII..	2 900	1,174	Frédéricq.
VIII.	2 800	1,107	Regnault et Reiset.
IX.	2 710	1,392	Frédéricq.
X..	2 710	0,782	Frédéricq.
XI.	2 710	0,896	Frédéricq.
XII..	2 705	1,566	Frédéricq.
XIII.	2 700	1,068	Lilienfeld.
XIV.	2 570	0,988	Ch. Richet.
XV..	2 400	1,796	Ch. Richet.
XVI.	2 310	0,980	Lilienfeld.
XVII.	2 310	1,232	Frédéricq.
XVIII..	2 240	1,288	Ch. Richet.
XIX.	2 250	0,982	Finkler-Ortmann.
XX..	2 200	1,947	Ch. Richet.
XXI.	2 150	1,199	Raoult.
XXII.	2 150	1,199	Raoult.
XXIII..	2 150	1,199	Raoult.
XXIV..	2 130	0,959	Aronssohn et Sachs.
XXV.	2 120	1,426	Ch. Richet.
XXVI..	2 100	0,721	Pflüger.
XXVII.	2 100	1,228	Lilienfeld.
XXVIII..	2 050	1,080	Aronssohn et Sachs.
XXIX..	2 000	1,926	Ch. Richet.
XXX.	2 000	1,097	Ch. Richet.
XXXI.	1 950	0,954	Ch. Richet.
XXXII.	1 950	1,313	Ch. Richet.
XXXIII..	1 950	1,472	Kempner.
XXXIV..	1 950	0,918	Lilienfeld.
XXXV.	1 870	0,889	Lilienfeld.
XXXVI..	1 870	1,426	Aronssohn et Sachs.
XXXVII.	1 850	1,219	Wollfers.
XXXVIII..	1 800	0,723	Ch. Richet.
XXXIX..	1 800	1,032	Finkler-Ortmann.
XL.	1 790	1,021	Pflüger.
XLI.	1 780	1,080	Wollfers.
XLII.	1 750	1,219	Wollfers.
XLIII.	1 720	1,017	Finkler-Ortmann.

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS du LAPIN.	CO^2 PRODUIT PAR KILOGRAMME et par heure.	NOMS des AUTEURS.
	grammes.	grammes.	
XLIV	1 720	1,151	Finkler-Ortmann.
XLV	1 710	1,137	Wollfers.
XLVI	1 700	1,762	Ch. Richet.
XLVII	1 650	1,851	Raoult.
XLVIII	1 650	1,851	Raoult.
XLIX	1 650	1,851	Raoult.
L	1 650	1,040	Kempner.
LI	1 650	1,079	Wollfers.
LII	1 630	1,140	Pflüger.
LIII	1 600	1,089	Wollfers.
LIV	1 570	1,503	Pflüger.
LV	1 560	1,338	Pflüger.
LVI	1 515	1,208	Lilienfeld.
LVII	1 510	0,781	Lilienfeld.
LVIII	1 500	0,619	Ch. Richet.
LIX	1 500	1,116	Ch. Richet.
LX	1 500	1,238	Pflüger.
LXI	1 400	1,502	Pflüger.
LXII	1 370	1,311	Pflüger.
LXIII	1 370	1,193	Lilienfeld.
LXIV	1 250	1,042	Zuntz et Mering.
LXV	1 250	1,187	Finkler-Ortmann.
LXVI	1 230	1,386	Pflüger.
LXVII	1 220	1,220	Pflüger.
LXVIII	1 150	1,319	Finkler-Ortmann.
LXIX	1 000	1,295	Finkler-Ortmann.

§ I. — *Expériences sur les lapins.*

Les expériences que j'ai faites sur les lapins ne sont pas très nombreuses (13) ; mais beaucoup d'auteurs ont pris cette mesure[1]. Nous réunissons dans un commun tableau nos

1. Voici les indications bibliographiques principales :
Aronssohn et Sachs, *Archives de Pflüger*, t. XXXVIII, p. 289. — Lilienfeld, *ibid.*, t. XXXII, p. 178. — Wollffers, *ibid.*, t. XXXII, p. 260. — Frédéricq, *Travaux du laboratoire de Liège*, 1885, t. I, p. 200. — Regnault et Reiset, *Annales de chimie et de physique* (3), XXVI, 1849. — Reiset, *ibid.* (3), t. LXIX, 1863, p. 129. — Raoult, *ibid.* (5), 1876, t. IX, p. 203. — Pfluger, *Archives de Pflüger*, t. XVIII, p. 260. — Zuntz et Mering, *ibid.*, t. XXXII, p. 178.

expériences personnelles et celles de ces physiologistes.

Dans un grand nombre de cas (que nous ne citons pas), l'oxygène seul a été dosé ; dans d'autres cas, le poids des animaux n'a pas été indiqué ; dans d'autres cas encore, le lapin était soumis à des conditions anormales (intoxications diverses, etc.). Le tableau donné ici ne se rapporte qu'à des lapins normaux dont le poids a été pris.

Si nous disposons ces lapins en quatre groupes, d'après leur poids, nous aurons les chiffres suivants :

NOMBRE DE LAPINS.	POIDS DES LAPINS.	POIDS MOYEN.	CO^2 MOYEN.
	kilog.	grammes.	grammes.
13	De 2,700 à 4,140	3,190	1,106
26	De 1,800 à 2,570	2,085	1,199
21	De 1,500 à 1,790	1,630	1,281
9	De 1,000 à 1,400	1,250	1,309

Ainsi, pour les lapins comme pour les chiens, la quantité de CO^2 éliminée est proportionnelle à la taille.

En reprenant la formule empirique que nous avons adoptée précédemment,

$$S = K \sqrt{P^{\frac{2}{3}}}.$$

nous pouvons construire le tableau suivant :

POIDS des LAPINS.	SURFACE.	PRODUCTION TOTALE de CO^2.	PRODUCTION de CO^2 par kilogramme et par heure.	PRODUCTION de CO^2 par centimètre carré et par heure.
kilog.		grammes.	grammes.	grammes.
3,190	2,490	3,528	1,106	0,001417
2,085	1,850	2,500	1,199	0,001351
1,630	1,560	2,088	1,281	0,001339
1,250	1,310	1,636	1,309	0,001249

— FINKLER et ORTMANN, *ibid.*, t. XIV, p. 62. — KEMPNER, *Archiv für Physiol.* 1884, p. 396.

§ II. — *Expériences sur les cobayes*[1].

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS DES COBAYES.	CO^2 PRODUIT PAR KILOGRAMME et par heure.	NOMS des AUTEURS.
	grammes.	grammes.	
LXX	790	2,566	Letellier.
LXXI	750	2,073	Ch. Richet.
LXXII à LXXXIV	650	1,809	Saint-Martin.
LXXXV	613	2,447	Letellier.
LXXXVI	565	2,694	Ch. Richet.
LXXXVII	540	2,434	Ch. Richet.
LXXXVIII	535	2,266	Finkler.
LXXXIX (Lapins)	535	2,717	Ch. Richet.
XC	520	2,038	Finkler.
XCI	520	2,772	Finkler.
XCII à XCVI	500	2,777	Ch. Richet.
XCVII	500	2,776	Finkler.
XCVIII	485	1,620	Finkler.
XCIX	480	2,366	Finkler.
C	475	2,012	Finkler.
CI	470	3,418	Finkler.
CII	465	2,448	Finkler.
CIII à CVII	450	2,187	Colasanti.
CVIII	435	1,608	Finkler.
CIX	430	2,372	Finkler.
CX	430	1,908	Finkler.
CXI	425	2,824	Finkler.
CXII	415	1,603	Colasanti.
CXIII	410	2,468	Colasanti.
CXIV	400	1,899	Colasanti.
CXV	395	1,634	Finkler.
CXVI	395	2,024	Colasanti.
CXVII	390	2,784	Finkler.
CXVIII	380	1,744	Colasanti.
CXIX	380	2,356	Colasanti.
CXX	305	3,118	Colasanti.
CXXI	300	2,234	Colasanti.
CXXII	300	2,718	Colasanti.
CXXIII	295	2,980	Colasanti.
CXXIV	295	3,040	Colasanti.
CXXV	290	2,074	Colasanti.
CXXVI	285	2,858	Colasanti.
CXXVII	280	1,734	Colasanti.
CXXVIII	280	2,460	Colasanti.
CXXIX	280	3,805	Saint-Martin.
CXXX	225	1,812	Colasanti.

1. Les expériences sur les cobayes, rats et souris, sont dues à : Finkler, *Archives de Pflüger*, t. XXIII, 1880, p. 197. — Colasanti, *ibid.*, t. XIII, 1877, p. 124. — Saint-Martin, *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1884, t. XCVIII. — Letellier, *Ann. de ch. et de physique* (3), 1845, t. XIII. — Pott, *Hermann's Handbuch*, t. VI, 2e partie, p. 145. — Desplats, *Journ. de l'anat. et de la physiol.*, 1886, t. XXII, p. 213.

Si les chiffres relatifs à la production de CO^2 par unité de surface ne concordent pas aussi bien que les chiffres obtenus avec les chiens, c'est sans doute à cause de la constante K, très arbitraire, qu'il a fallu adopter, et que nous avons supposée égale à 11,3. Il est clair que ces calculs ne seront tout à fait acceptables que lorsque l'on aura enfin trouvé le moyen de mesurer exactement la surface des animaux.

§ III. — *Expériences sur les rats.*

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS DES RATS.	CO^2 PRODUIT PAR KILOGRAMME et par heure.	NOMS des AUTEURS.
	grammes.	grammes.	
CXXXI.	194	4,171	Ch. Richet.
CXXXII.	192	2,650	Ch. Richet.
CXXXIII.	182	2,773	Ch. Richet.
CXXXIV.	180	3,680	Ch. Richet.
CXXXV.	175	2,727	Ch. Richet.
CXXXVI.	172	2,900	Desplats.
CXXXVII.	168	3,600	Desplats.
CXXXVIII.	153	4,450	Ch. Richet.
CXXXIX.	150	2,400	Desplats.
CXL.	146	4,537	Ch. Richet.
CXLI.	125	3,200	Desplats.
CXLII.	112	2,660	Desplats.
CXLIII.	109	3,500	Desplats.
CXLIV.	105	2,660	Desplats.
CXLV.	105	2,850	Desplats.
CXLVI.	90	3,800	Desplats.
CXLVII à CLIII (Cobayes).	87	3,250	Desplats [1].
CLIV.	80	3,518	Pott.
CLV.	75	7,440	Ch. Richet.
CLVI.	55	4,308	Pott.

1. Les chiffres de M. Desplats me paraissent manifestement trop faibles ; ce qui tient peut-être à la durée trop courte de ses expériences. Nous ne les laisserons cependant pas de côté pour la moyenne.

En faisant le calcul de ces divers chiffres, on a les résultats suivants :

NOMBRE de COBAYES.	POIDS des COBAYES.	POIDS MOYEN.	SURFACE.	CO^2 MOYEN PAR KILOGRAMME et par heure.	CO^2 par kilogramme et par heure.
	grammes.	grammes.		grammes.	grammes.
15	De 613 à 790	665	870	1,979	0,00151
34	De 565 à 380	460	560	2,145	0,00176
11	De 305 à 225	285	486	2,621	0,00153
6	De 66 à 105	287	220	3,250	0,00130

Pour les rats, on a :

NOMBRE de RATS.	POIDS des RATS.	POIDS MOYEN.	SURFACE.	CO^2 MOYEN PAR KILOGRAMME et par heure.	CO^2 par centimètre carré et par heure.
	grammes.	grammes.		grammes.	grammes.
7	De 168 à 194	180	360	3,214	0,00162
8	De 105 à 153	125	284	3,256	0,00142
4	De 55 à 90	75	204	4,765	0,00174

En faisant la moyenne, nous trouvons par centimètre carré de surface, pour les lapins, les cobayes et les rats, les chiffres suivants, qui sont assez concordants :

Animaux.	CO^2 par kilogr. et par heure.
	grammes.
69 lapins.	0,00134
66 cobayes. . . .	0,00162
19 rats.	0,00156

Mais, quoique bien voisins, ces chiffres montrent cependant une différence notable entre les lapins, dont la fourrure est épaisse et qui sont à peu près immobiles dans l'appareil, et les cobayes, à fourrure moins épaisse et bien plus remuants.

Ajoutons quelques expériences de Pott et de Letellier sur les souris :

NUMÉROS des EXPÉRIENCES.	POIDS.	CO^2 PRODUIT PAR KILOGRAMME et par heure.	NOMS des AUTEURS.
	grammes.	grammes.	
CLVI à CLXI.	17,5	7,027	Pott.
CLXII.	15	16,747	Letellier.

ce qui donne pour des souris de 17 grammes une production moyenne de 8,647 par kilogramme, et par surface (75), une production de CO^2 égale à 0,00209.

Il est à remarquer que tous ces chiffres sont loin de ceux que donnent les chiens à peau mal fournie de poils et très remuants, 0,00265 par centimètre carré.

§ IV. — *Expériences sur d'autres animaux.*

Ce qui surprend quand on étudie dans les travaux des physiologistes la production de CO^2, c'est de voir que peu d'expériences ont été faites sur l'état statique normal de la respiration, ou, du moins, que ces expériences, pour divers motifs, ne peuvent servir à nous faire connaître l'exhalation normale du CO^2.

En effet, dans certains cas, le poids des animaux n'est pas noté, par exemple dans les travaux de Lassaigne, ou dans ceux plus récents de M. Smith [1]. Dans un très grand nombre de cas, c'est l'oxygène qui est dosé, et non le CO^2; par exemple dans les recherches de M. Frédericq et de ses élèves, de M. Lukjanoff et de bien d'autres.

Les expériences de Boussingault, de M. Jorgensen[2], sont fondées sur le dosage du CO^2 par la méthode indirecte, et ne sont que difficilement applicables à la connaissance des produits de la respiration. Dans la plupart des expériences des physiologistes, on suppose le chiffre normal connu, et alors

1. Respirat. of the horse (*Journal of Physiology*, 1890, t. XI, p. 75.)
2. Longet, *Traité de physiologie*, 3e édition, 1873, t. I, p. 631.

on étudie l'influence du froid, de la chaleur, de l'hibernation, de l'alimentation, du travail musculaire, de sorte qu'on a les variables sans avoir la normale. Enfin quelques expériences sont manifestement défectueuses, comme celle de M. Sanson[1], qui ne dose le CO^2 que pendant deux minutes et croit que ce chiffre a une signification quelconque (il est arrivé au chiffre, évidemment trop faible, de $0^{gr},107$ par kilogramme et par heure).

De là une certaine pénurie de documents précis.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons dégager quelques chiffres :

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS DES CHATS.	CO^2 PRODUIT par kilogramme et par heure.	NOMS DES AUTEURS.
	Chats.		
	grammes.	grammes.	
CLVI à CLXII.	2 700	1,080	Théodore de Bavière.
CLXII à CLXX.	2 000	1,287	Bidder et Schmidt.
CLXX à CLXXV. . . .	1 530	1,646	Ch. Richet.

Ce qui nous donne pour la surface les chiffres suivants :

POIDS DES CHATS.	SURFACE.	CO^2 PAR KILOGRAMME.	CO^2 TOTAL.	CO^2 PAR CENTIMÈTRE carré.
grammes.		grammes.	grammes.	grammes.
2 700	2 160	1,080	2,825	0,00132
2 000	1 780	1,287	2,580	0,00146
1 530	1 500	1,646	2,518	0,00168
			Moyenne.	0,00148

1. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XII, 1876, p. 166.

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS DE L'ANIMAL.	CO^2 PRODUIT par kilogramme et par heure.	NOMS DES AUTEURS.
Marmottes (en état de veille).			
	grammes.	grammes.	
CLXXVI.	2 685	0,730	Regnault et Reiset.
CLXXVII.	1 705	0,762	Valentin [1].
CLXXVIII.	1 550	1,312	Regnault et Reiset.
CLXXIX.	1 300	1,304	Valentin.
CLXXX.	1 102	1,273	Valentin.
CLXXXI.	999	1,065	Valentin.
CLXXXII.	861	0,974	Valentin.
MOYENNE.	1 457	1,060	
Surface : 1,440.			
CO^2 par centimètre carré : 0,00107.			
Chauve-souris (en état de veille).			
CLXXXIII.	22	8,400	Delsaux [2].

1. *Moleschott's Untersuchungen*, 1857, p. 285.
2. *Arch. de biolog.*, 1887, t. VII, p. 215.

Ce chiffre se rapproche tout à fait du chiffre constaté sur les souris ($8^{gr},640$).

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	CO^2 PAR KILOG. et par heure.	SURFACE.	CO^2 PAR centimètre carré.	NOM DE L'AUTEUR.
Hérisson (en état de veille).				
			grammes.	
CLXXXIV à CXC. (Le même pesant de 605 à 583 grammes, en moyenne 590 grammes). Moyenne de 6 expériences. . .	2,269	790	0,00162	Ch. Richet.

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS.	CO^2 PRODUIT par kilogramme et par heure.	NOMS DES AUTEURS.
Moutons.			
	grammes.	grammes.	
CXC à CXCV. (Moyenne de 5 expériences.)	68 000	0,599	Reiset [1].
CXCVI-CCVII. (Moyenne de 11 expériences.)	70 000	0,669	Henneberg [2].

1. *Hermann's Handbuch, loc. cit.* — 2. *Ibid.*

POIDS DES MOUTONS.	POIDS DES MOUTONS.	CO^2 PAR KILOGRAMME et par heure.	SURFACE.	CO^2 PAR SURFACE.
	grammes.	grammes.		grammes.
MOYENNE.	70 000	0,619	192 100	0,00225

Hommes. — Sur l'homme, il résulte de différentes expériences que la moyenne, pour les hommes pesant 60 kilogrammes environ, est de $0^{gr},580$ à l'état de digestion[1].

La surface étant, toujours d'après la même formule, de 174 000, le CO^2 par surface devient rigoureusement 0 002.

Bœufs. — Enfin, sur les bœufs, nous avons peu d'expériences :

NUMÉROS DES EXPÉRIENCES.	POIDS. DES BŒUFS.	CO^2 PRODUIT par kilogramme et par heure.	NOMS DES AUTEURS.
	kilogrammes.	grammes.	
CCVIII.	500	0,505	Maerker [3].
CCIX	650	0,437	Henneberg et Grouven [4].
CCX.	710	0,552	Henneberg et Grouven.

3. Cité par SANSON, *loc. cit.* — 4. *Hermann's Handbuch, loc. cit.*

1. Ce chiffre résulte des nombreuses expériences que j'ai faites avec M. HAN-

Le poids moyen dans ces trois expériences est 620 kilogrammes; le CO^2 moyen par kilogramme et par heure de $0^{gr},498$, et, par surface, de 0 0037.

§ V. — *Conclusions générales.*

Reprenons l'ensemble de ces chiffres, et voyons les variations du CO^2 exhalé par rapport à la surface du corps chez les divers animaux [1]:

VARIATIONS DANS LE CO^2 PRODUIT PAR SURFACE.

	POIDS DE L'ANIMAL en grammes.	CO^2 pour 1000 cq de surface par heure.
	grammes.	grammes.
Bœufs	500,000	3,70
Moineaux et petits oiseaux	20	3,22
Chiens	15,000	2,65
Moutons	70,000	2,25
Souris	20	2,09
Hommes	60,000	2,00
Oies et Dindes	3,120	1,85
Poules et Canards	1,680	1,72
Hérissons	600	1,62
Cobayes	500	1,62
Rats	150	1,56
Chats	2,000	1,48
Lapins	2,000	1,34
Marmottes	1,500	1,07
Tourterelles	170	1,04
Pigeons	320	0,92

Nous pouvons d'abord éliminer de ce tableau les animaux

RIOT, ainsi que des expériences de M. SPECK, de MM. PETTENKOFFER et VOIT, de MM. JOLYET, BERGONIÉ et SIGALAS. (Voyez plus haut, p. 481.)

1. Il est clair que les divers chiffres donnés ici n'ont pas une égale valeur: les expériences très nombreuses faites sur les chiens et les lapins, par exemple, comportent une certitude plus grande que les expériences faites en très petit nombre sur les souris et les hérissons. Pour les chiffres relatifs aux oiseaux, nous prenons ceux que nous donnons dans le mémoire suivant. — Nous nous permettons d'attirer l'attention sur ce tableau, qui résume un nombre considérable d'expériences et de calculs nouveaux.

pesant 500 kilogrammes, comme les bœufs ; car la mesure, très arbitraire, de la surface, que nous avons adoptée, ne s'applique probablement pas à eux. Quant aux petits oiseaux, ils sont très remuants et agités, de sorte que le calcul du CO^2 produit n'est guère applicable à eux, à cause des contractions musculaires intenses qu'ils donnent. Il faut donc regarder le chiffre obtenu sur les chiens, $2^{gr},65$, comme étant le véritable maximum.

Quant aux chiffres minima, il faut remarquer que les marmottes, dont le chiffre est très faible, sont pourvues d'une épaisse fourrure, tout à fait exceptionnelle, et il ne reste alors que les tourterelles et pigeons, chez qui la production de CO^2 par unité de surface est très faible, ce qui s'explique si l'on peut admettre que nos procédés de mesure des surfaces ne s'appliquent pas très bien aux oiseaux.

Nous pouvons donc éliminer les chiffres se rapportant aux bœufs, aux moineaux, aux marmottes, aux tourterelles et aux pigeons.

Nous éliminerons aussi du tableau général les chiffres relatifs aux chiens, qui se débattent vigoureusement et font des efforts musculaires énergiques.

Alors, ces réserves admises, il reste, depuis les moutons jusqu'aux lapins, dix chiffres exprimant la production de CO^2 par l'unité de surface, chiffres qui sont en définitive tout à fait comparables, allant de $1^{gr},34$ à $2^{gr},25$, c'est-à-dire comportant un écart de 50 p. 100, chiffre étonnamment faible, si l'on songe aux diversités des animaux mis en expérience et à la variété des méthodes de mensuration qui ont donné les chiffres.

On peut donc admettre une moyenne générale de $1^{gr},75$, chiffre qui représentera très bien l'ensemble de toutes nos mesures, et qu'on pourra adopter comme exprimant une moyenne du poids de CO^2 exhalé par heure pour 1 000 centimètres carrés de surface.

Les animaux à fourrure épaisse, comme les chats et les

lapins, produisent moins que les animaux à peau nue, comme l'homme. Les animaux très remuants (comme les rats et les cobayes) produisent plus que les animaux tranquilles (comme les chats et les lapins).

On notera aussi que les gros animaux paraissent produire par unité de surface un peu plus que les petits, car il faut tenir grand compte des mouvements musculaires; les petits moineaux volettent dans l'appareil, les chiens se débattent, les souris, les rats et les cobayes se remuent beaucoup.

Et alors, parmi les animaux respirant paisiblement, on a la série suivante:

Poids en grammes.		CO^2 — grammes.
500,000	Bœufs	3,70
70,000	Moutons	2,25
60,000	Hommes	2,00
3,000	Oies	1,85
1,700	Poules	1,72
2,000	Chats	1,48
2,000	Lapins	1,34
1,000	Marmottes	1,07
300	Pigeons et Tourterelles	1,00

On peut donc, en résumé, admettre une loi qui se formule ainsi:

1° La quantité de CO^2 produite par unité de surface est sensiblement la même chez les divers animaux à sang chaud, et elle est voisine de $1^{gr},75$ par heure par 1 000 centimètres carrés;

2° Cette quantité (variable suivant les mouvements plus ou moins intenses de l'animal) est, en général, un peu plus forte pour les gros animaux que pour les petits.

XIX

DE LA MESURE

DES COMBUSTIONS RESPIRATOIRES

CHEZ LES OISEAUX

Par M. Charles Richet.

---

§ 1. — *Expériences personnelles.*

Les expériences dont je vais donner ici les résultats numériques ont été faites d'après la méthode mentionnée précédemment[1].

Les animaux en expérience étaient placés sous une cloche où circulait un courant d'air. Ils étaient en état de digestion, n'ayant subi ni mutilation ni intoxication.

Nous donnons plutôt la quantité de CO^2 produite que la quantité de O^2 absorbée, la mesure de l'oxygène par notre méthode étant plus sujette à erreur que la mesure de CO^2.

Voici le tableau présentant l'ensemble de mes recherches :

1. Voy. Hanriot et Ch. Richet, dans ce volume, plus haut, p. 479 et suiv.

ESPÈCE ANIMALE.	POIDS d'un ANIMAL.	CO^2 EN GRAMMES par kilogr. et par heure.	QUOTIENT RESPIRATOIRE.	DATE.
	grammes.	grammes.		
Oie.	3 420	1,292	0,88	16 mai 1890
La même.	3 420	1,256	0,90	20 mai 1890
La même.	3 250	1,288	»	25 avril 1890
La même.	3 070	1,130	»	29 mars 1890
La même.	2 900	1,314	0,74	15 janv. 1890
La même.	2 900	1,615	0,73	13 janv. 1890
Oie.	2 880	1,592	0,77	10 janv. 1890
La même.	2 700	1,627	0,92	21 déc. 1889
La même.	2 550	0,601	0,87	14 déc. 1889
La même.	2 850	1,385	0,83	3 déc. 1889
La même.	2 780	0,786	0,78	2 déc. 1889
La même.	2 780	1,159	0,63	4 déc. 1889
Dindon.	2 880	1,221	0,80	27 déc. 1889
Le même.	2 880	1,351	0,68	28 déc. 1889
Le même.	2 820	1,132	0,69	6 janv. 1890
Le même.	2 350	1,653	0,65	18 janv. 1890
Le même.	2 300	1,509	0,73	21 janv. 1890
Le même.	2 250	2,369	0,59	5 fév. 1890
(Malade, meurt quelques jours après.)				
2 Poules.	1 840	1,839	0,91	6 fév. 1890
Les mêmes.	1 800	1,651	0,93	8 fév. 1890
Les mêmes.	1 500	1,818	0,75	12 déc. 1889
Les mêmes.	1 500	2,183	»	23 nov. 1889
Les mêmes.	1 500	1,790	»	26 nov. 1889
Les mêmes.	1 500	1,232	»	25 nov. 1889
Les mêmes.	1 500	1,334	0,66	29 nov. 1889
Les mêmes.	1 180	1,811	0,70	6 déc. 1889
Les mêmes.	1 480	2,372	0,97	7 déc. 1889
2 Canards	1 800	2,047	0,78	1er fév. 1890
Les mêmes.	1 740	1,439	0,72	3 janv. 1890
Les mêmes.	1 740	1,308	0,77	4 janv. 1890
Les mêmes.	1 725	2,791	0,80	16 janv. 1890
Les mêmes.	1 700	1,497	0,63	30 déc. 1889
4 Pigeons.	335	2,378	0,69	26 janv. 1890
Les mêmes.	335	1,796	0,74	23 janv. 1890
Les mêmes.	318	2,893	0,81	10 janv. 1890
Les mêmes.	320	3,137	0,70	9 janv. 1890
Les mêmes.	300	1,681	0,77	15 déc. 1889
Les mêmes.	300	4,377	»	18 déc. 1889
Les mêmes.	300	3,374	0,80	20 déc. 1889
2 Pigeons.	360	3,829	0,93	18 nov. 1889
4 Pigeons.	325	4,302	0,88	9 déc. 1889
Les mêmes.	325	2,765	0,76	10 déc. 1889
Les mêmes.	325	2,637	»	11 déc. 1889
23 Chardonnerets. .	20	11,204	0,68	23 déc. 1889
17 Chardonnerets. .	20	11,982	0,74	24 déc. 1889
8 Chardonnerets. .	22	14,561	»	29 déc. 1889

Ce sont ces expériences qu'il s'agit d'interpréter et de grouper.

Remarquons d'abord que, si les mesures se rapportent toutes à la même durée de temps, c'est-à-dire à une heure, toutes n'ont pas été prises pendant le même temps. Il faut donc leur donner à chacune une valeur proportionnelle à leur durée. Une expérience faite pendant cinq heures est plus importante qu'une expérience faite pendant une heure et demie. Pour la moyenne générale, il suffira donc de faire la numération totale des heures et la totalisation des volumes de CO^2 produit pendant ces mêmes heures.

Nous aurons alors les résultats suivants :

	CO^2 par kilogr. et par heure. — grammes.
Oies de $2^{kg},975$ (12 exp.), 34 heures.	1,490
Dindon de $2^{kg},650$ (5 exp.), 18 heures.	1,319[1]
Poules de $1^{kg},820$ (12 exp.), 8 heures.	1,665
Poules de $1^{kg},500$ (7 exp.), 23 heures.	1,755
Canards de $1^{kg},740$ (5 exp.), 14 heures.	2,270
Pigeons de 325 grammes (11 exp.), 31 heures. .	3,360
Chardonnerets de $21^{gr},5$ (3 exp.), 7 heures. . . .	12,582

Avant de grouper autrement ces chiffres, je tiens à faire remarquer la différence qui existe entre l'oie et la dinde d'une part, et d'autre part entre les canards et les poules. Les palmipèdes lamellirostres vivant dans l'eau, et se refroidissant plus que les gallinacés, ont besoin d'une nourriture plus abondante : aussi leurs combustions respiratoires sont-elles plus actives. L'excédent des combustions de l'oie sur celles du dindon est de 12 p. 100; l'excédent des combustions du canard sur celles d'une poule de même poids est de 24 p. 100 :

1. La dernière expérience, faite sur l'animal très malade et presque mourant, n'est pas valable et n'est, par conséquent, pas introduite dans la moyenne.

En étudiant le quotient respiratoire, nous trouvons les chiffres suivants (moyenne) :

Oie	0,80
Dindon	0,71
Poules	0,83
Canards	0,74
Pigeons	0,79
Chardonnerets	0,71

La moyenne générale est 0,775, chiffre qui diffère peu du quotient respiratoire des chiens, que nous avons trouvé égal à 0,748 (0,745, d'après Regnault et Reiset).

Dans les expériences de Regnault et Reiset, et dans celles de M. Reiset, le quotient respiratoire pour les oiseaux a été de 0,793, chiffre qui concorde assez bien avec notre chiffre de 0,775.

En prenant la moyenne, on arrive au chiffre de 0,78, qui représentera le quotient respiratoire des oiseaux, alors que le chiffre de 0,75 est le quotient respiratoire des chiens ; le quotient respiratoire des herbivores (lapins et cobayes) étant notablement plus élevé.

Si nous groupons les chiffres précédents de manière à mettre dans la même moyenne les oiseaux ayant un poids sensiblement analogue, nous trouvons :

	CO^2 par kilogr. et par heure. — grammes.
Oie et dinde de 2kg,850 (14 exp.), 52 heures	1,431
Poules et canards de 1kg,630 (14 exp.), 45 heures	1,899
Pigeons de 325 grammes (11 exp.), 31 heures	3,360
Chardonnerets de 21 grammes (3 exp.), 7 heures	12,582

Nous allons maintenant comparer ces résultats à ceux qu'ont obtenus la physiologistes qui se sont occupés des combustions respiratoires des oiseaux.

§ II. — *Autres expériences.*

Les travaux auxquels je me référerai sont ceux de Regnault et Reiset [1]; de Reiset [2], de Boussingault [3], de Letellier [4], de Corin et Van Beneden [5].

Ce sont en effet, à ma connaissance, les seules expériences qui soient suffisantes en nombre et en durée pour permettre des conclusions générales.

M. Reiset a trouvé pour quatre oies pesant $18^{kg},4$ pendant 25 heures : $0^{gr},649$, et pour deux dindons pesant $12^{kg},250$, pendant 18 heures : $0^{gr},791$.

C'est, par conséquent, en moyenne, pour les oies et dindes de $5^{kg},100$, $0^{gr},696$ de CO^2.

Pour les poules et les canards de poids assez variable (maximum 2,020 ; minimum 889 ; moyenne 1,358 gr.), Regnault et Reiset ont trouvé 1,502 de CO^2. — Nous croyons devoir éliminer de leurs expériences les expériences LI, LIV, LIX et LXII, où les animaux étaient en état de jeûne.

Si l'on fait alors la moyenne des dix-huit expériences de Regnault et Reiset avec mes quinze expériences, on trouve pour les poules et les canards d'un poids de 1,482 grammes (moyenne) une production de CO^2, égale en moyenne à $1^{gr},682$.

Dans dix expériences sur des pigeons pesant de 132 à 380 grammes (en moyenne 310 gr.), MM. Corin et Van Beneden ont trouvé une production de $3^{gr},236$.

1. *Annales de Chimie et de Physique,* 1849, t. XXVI, p. 299.
2. *Ibid.,* 1863, t. LXIX, p. 129.
3. *Ibid.,* 1844 (3), t. XI, p. 444.
4. *Ibid.,* 1845 (3), t. XIII, p. 478.
5. *Travaux du laboratoire de Liège* ,1888, t. I, p. 110.

Ce chiffre concorde tout à fait avec celui que j'ai trouvé pour des pigeons de poids sensiblement égal ($3^{gr},360$). On ne peut guère espérer de chiffres plus voisins par des méthodes si différentes. Alors la moyenne générale donne pour les pigeons de 318 grammes une production de $3^{gr},298$ de CO^2.

Sur des tourterelles et des crécerelles de 168 grammes (moyenne de onze expériences), Letellier a trouvé $4^{gr},543$.

Ce chiffre concorde absolument avec le chiffre obtenu par Boussingault dans onze expériences faites sur 3 tourterelles de 167 grammes ; chiffre qui est de $4^{gr},591$.

La moyenne de ces vingt-deux expériences est de $4^{gr},577$.

Dans dix-neuf expériences faites sur des petits oiseaux pesant $21^{gr},5$ en moyenne, avec un maximum de 50 grammes et un minimum de 15,5, Letellier a trouvé $13^{gr},164$.

Ce chiffre concorde avec celui de mes trois expériences faites sur des chardonnerets pesant $20^{gr},2$ en moyenne et produisant $12^{gr},582$ de CO^2.

En faisant la moyenne de ces deux séries d'expériences, nous avons [1], pour des oiseaux de $21^{gr},3$, $13^{gr},085$.

Ajoutons à ces chiffres cinq expériences de Regnault et Reiset portant sur verdiers et moineaux, pesant $23^{gr},6$ (moyenne) et ayant produit $11^{gr},869$ de CO^2.

Le total sera pour des oiseaux pesant $21^{gr},8$ une production de CO^2 égale à $12^{gr},860$.

1. Pour faire une moyenne équitable, il ne suffit pas de totaliser les chiffres des divers observateurs, il faut tenir compte du nombre des expériences. Ainsi le chiffre de Letellier aura un coefficient de 19, tandis que mon chiffre n'aura qu'un coefficient de 3 ; celui de Regnault et Reiset un coefficient de 5. Assurément c'est une méthode qui paraît simple et juste. Elle a pourtant quelques inconvénients, sur lesquels, *brevitatis causa*, je ne puis insister.

L'ensemble sera représenté par le tableau suivant :

NOMBRE D'EXPÉRIENCES.	ESPÈCES.	POIDS.	CO^2 PAR KILOGRAMME et par heure.
		kilog.	grammes.
2	Oies, dindes	5,100	0,696
15	Oies, dindes	2,850	1,431
33	Poules, canards.	1,482	1,682
21	Pigeons.	0,318	3,298
22	Tourterelles, crécerelles. . .	0,168	4,567
27	Moineaux, verdiers, serins, chardonnerets.	0,0218	12,860

§ III. — *Des écarts de la moyenne.*

Quelles que soient les précautions prises pour avoir des chiffres concordants, on constate toujours des écarts considérables entre les chiffres.

J'ai cité antérieurement, à propos des mensurations de CO^2 faites sur des chiens (normaux), les chiffres extrêmes de $0^{gr},400$ (Senator) et $5^{gr},830$ (Bauer et Beck).

Avec les oiseaux, il y a aussi des différences notables, parfois sur le même animal. Ainsi la même oie m'a donné une fois $1^{gr},627$, et une autre fois $0^{gr},601$, soit un rapport de 1 à 3. Les mêmes poules m'ont donné une fois $2^{gr},372$, et une autre fois $1^{gr},232$, soit un rapport de 1 à 2. Les canards ont donné une fois 2^{gr}, 791 et une autre fois $1^{gr},308$, soit un rapport de 1 à 2. Pour les pigeons, l'écart maximum a été de $4^{gr},377$ à $1^{gr},681$, soit un rapport de 1 à 2,5.

Ces mêmes écarts se retrouvent dans les chiffres des autres observateurs, et même parfois ils sont plus accentués. Ainsi, dans les expériences de MM. Corin et Van Beneden, je note un maximum de $6^{gr},032$ et un minimum de $1^{gr},702$, soit un rapport de 1 à 3,5. Dans les expériences de Regnault et Reiset, le maximum a été de $2^{gr},269$ et le minimum de $1^{gr},122$, soit un rapport de 1 à 2.

Dans les expériences de Letellier et de Boussingault les écarts sont moindres.

Pour les expériences sur des petits oiseaux, pesant de quinze à vingt-cinq grammes, le maximum a été de $17^{gr},419$ et le minimum de $10^{gr},999$. Pour des tourterelles et crécerelles de 168 grammes, le maximum a été de $4^{gr},974$, et le minimum de $3^{gr},528$.

Ces écarts ne sont certes pas attribuables aux méthodes, mais seulement aux différences dans l'état de l'animal, alimentation variée, repos ou agitation, température extérieure, toutes causes qui modifient énormément les conditions respiratoires.

§ IV. — *Rapport des combustions respiratoires avec la surface du corps.*

Les procédés employés pour mesurer directement la surface du corps des animaux sont évidemment très imparfaits. Je cherche en ce moment à en trouver un qui soit d'un emploi facile.

Provisoirement je me contenterai d'adopter une formule théorique simple : c'est la racine cubique du carré du volume. Soit P le poids de l'animal, son volume pourra être évalué par son poids.

En supposant la densité moyenne du corps très léger des oiseaux (munis de sacs aériens et de poches pneumatiques) égale à 0,8, on aura pour la surface :

$$K \sqrt[3]{P^2} \times 0.8.$$

K est une constante, variable sans doute avec chaque animal, non déterminée pour l'oiseau, mais qui, d'après MM. Mech et Rübner, oscillant chez les mammifères entre 11 et 13, sera, assez arbitrairement, évaluée ici à 12 pour l'oiseau.

Cela étant posé, les surfaces des oiseaux pesant $5^{kg},100$, $2^{kg},850$, etc., seront :

Poids des oiseaux.	Surface totale en cent. carrés.
kilog.	
5,100	3,300
2,850	2,076
1,482	1,452
318	1,137
168	0,732
21,8	0,087

Si alors nous calculons la quantité de CO^2 fixée par les animaux divers observés ici, en la rapportant à un centimètre carré de surface, nous trouvons sinon une parfaite identité, au moins une grande ressemblance dans les chiffres.

Poids des oiseaux.	CO^2 par kilogr.	CO^2 par unité de surface, 1000 cent. carrés.
kilog.	grammes.	grammes.
5,100	0,696	1,07
2,850	1,431	1,96
1,482	1,682	1,72
318	3,298	0,92
168	4,567	1,04
21,8	12,860	3,22

En rapportant la production de CO^2 aux surfaces, entre les oiseaux de tailles différentes, les divergences sont dans la proportion de 1 à 3, tandis que, si l'on rapporte le CO^2 produit aux poids, les divergences sont de 1 à 18.

Il est à remarquer que les petits oiseaux mis dans l'appareil sont dans un état d'agitation perpétuelle, voltigeant de place en place, tandis que les gros oiseaux sont à peu près immobiles. C'est là une différence essentielle. On ne peut guère comparer un oiseau comme un pigeon, qui ne bouge pas, à un chardonneret, qui ne cesse pas de s'agiter. En laissant donc de côté les chiffres relatifs aux petits oiseaux, on voit que la moyenne du CO^2 par 1,000 centimètres

carrés de surface est voisine de $1^{gr},30$, avec un écart de 1 à 2.

Il est intéressant de comparer ce chiffre à celui qu'ont donné les chiens, qui est de $2^{gr},70$ pour la même surface, par conséquent bien plus élevé. Mais les chiens ont un pelage très imparfait qui les protège contre la radiation extérieure beaucoup moins que l'excellent plumage des oiseaux, le plus parfait assurément de tous les téguments, comme protecteur contre le froid.

A la vérité, ces chiffres sont quelque peu factices, car la mesure de la surface par une formule applicable à tous les animaux est singulièrement défectueuse, de sorte qu'il faudrait avoir la formule spéciale aux oies, canards, poules, pigeons, pour conclure en toute rigueur. On peut regarder comme certain qu'à poids égal, une oie, un canard, un poulet et une cigogne n'ont pas la même surface.

Mais, malgré cette grave lacune, il n'en est pas moins prouvé, ou tout au moins rendu très vraisemblable, que les quantités de CO^2 produites *sont proportionnelles non au poids du corps, mais à l'étendue de la surface tégumentaire.*

Cette loi, démontrée précédemment pour les chiens de tailles différentes, paraît vraie aussi pour les oiseaux de tailles et d'espèces différentes.

§ V. — *Conclusions relatives au travail musculaire de l'oiseau dans le vol.*

La connaissance exacte des combustions respiratoires de l'oiseau n'est pas seulement intéressante pour la physiologie générale et la physiologie comparée ; elle comporte une application immédiate à l'étude du vol de l'oiseau.

Il est d'abord certain que l'oiseau — et tout ce que nous allons dire de l'oiseau s'appliquera au pigeon de 320 grammes — peut voler pendant plusieurs heures sans se fatiguer. Un pigeon peut fournir une course de deux heures, à raison de

80 kilomètres par heure, sans se reposer. Par conséquent l'effort qu'il fait est médiocre, et les contractions musculaires qu'il fournit ne l'épuisent pas.

Supposons toutefois qu'il s'agisse d'un travail musculaire énergique, et comparons la production de CO^2 dans le cas de repos et dans le cas de mouvement.

Nous venons de voir que, dans le repos, cette production est, pour un pigeon, de 320 grammes, égale à $3^{gr},298$ par kilogramme, ou en chiffres ronds à $3^{gr},300$.

Voyons la production de CO^2 pendant le mouvement.

Des expériences que j'ai faites avec M. Hanriot sur le chien [1] nous ont appris que, par le fait d'un travail musculaire intense, la production de CO^2 croissait de 1 à 4. C'est le cas du tétanos électrique, où tous les muscles du chien sont violemment excités. Cet accroissement de 1 à 4 a été retrouvé très rigoureusement par M. Grandis [2], qui, faisant travailler des chiens dans une roue, mesurait leurs échanges respiratoires pendant ce dur travail. Il a trouvé, par kilogramme et par heure, $0^{gr},883$ de CO^2 pendant le repos, et $3^{gr},350$ pendant l'activité musculaire; soit la proportion de 1 pendant le repos et 4 par le travail musculaire [3].

Or, chez les chiens qui travaillent ainsi, il y a certainement un travail musculaire bien plus énergique que dans le cas du vol de l'oiseau, qui, presque sans se fatiguer, peut parcourir de longues distances pendant plusieurs heures. Nous aurons donc, en quadruplant le chiffre du repos, un chiffre maximum pour représenter la production de CO^2 pendant le vol. Ce

1. *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 28 janvier 1888, p. 75.

2. *Arch. ital. de Biologie*, 1889, t. XII, p. 241.

3. Dans d'intéressantes expériences, M. Smith (*Journal de la Physiologie*, 1860, t. III, p. 514) a mesuré le volume d'air introduit dans le poumon chez l'homme (ventilation) pendant le repos et le travail. Soit 1 ce volume d'air pendant le repos complet (individu couché), ce volume est de 2 pendant une promenade à raison de 2 kilomètres à l'heure, et de 4 quand on fait 5 kilomètres en portant 30 kilogrammes. La ventilation s'élève à 7 quand on court à raison de 12 kilomètres à l'heure; mais on ne peut pas conclure rigoureusement de la ventilation à la production de CO^2.

chiffre maximum sera (pour un kilogramme de pigeon par heure) : $3^{gr},300 \times 4$, soit $13^{gr},2$.

Ce chiffre de $13^{gr},2$ est donc le maximum du travail chimique effectué par l'oiseau et évalué en carbone brûlé.

Or le rapport de l'énergie chimique avec le travail mécanique est de 8 à 1 : autrement dit, sur 8 calories dégagées par une combinaison chimique, l'organisme vivant n'en peut consacrer qu'une seule à un effet mécanique ; 7 calories étant destinées à échauffer le corps [1].

Cela posé, comme nous savons par les recherches calorimétriques précises des chimistes que 1 gramme de CO^2 produit par la combustion d'un hydrate de carbone répond à 2 575 calories, nous pouvons calculer le nombre de calories totales produites par le pigeon qui vole. Ce sera 33,99 calories, ou en chiffres ronds 34 calories.

La huitième partie de ces calories, celle qui sert au travail mécanique, sera $4^{cal},25$: c'est-à-dire que le pigeon de 1 kilogramme fera en 1 heure 1 806 kilogrammètres, soit en chiffres ronds 1 800 kilogrammètres.

Si alors, faisant les hypothèses les plus défavorables, nous admettons que le rendement de la machine animale est de 1/4 au lieu d'être de 1/8, nous aurons une production maximum de 3 600 kilogrammètres par heure.

Ces calculs s'appliquent à un pigeon de 1 kilogramme ; mais, de fait, il s'agit de pigeons pesant 320 grammes, ou 333 grammes, de sorte que nous aurons pour un pigeon moyen de 333 grammes un travail par heure de 600 kilogrammètres, avec un maximum de 1 200 kilogrammètres.

Ce sont là encore des maxima ; car nous avons supposé que, par le fait du vol, l'oiseau quadruplait ses combustions, tandis qu'il est plus vraisemblable qu'il les double, au lieu de les quadrupler. Nous avons donc les deux écarts suivants

1. Hanriot et Ch. Richet. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 4 juillet 1887, t. CV, p. 77 et, dans ce volume, p. 520. Pour d'autres auteurs, le rendement de la machine animale est d'un septième ; pour d'autres, d'un cinquième.

entre le travail que nous considérons comme probable, et le travail qui n'est certes pas dépassé, étant tout à fait maximum :

Travail probable, par heure.	300	kilogrammètres
Travail maximum, —	1200	—
Travail probable, par seconde. . . .	0,083	—
Travail maximum, —	0,333	—

Autrement dit, le maximum du *travail que pourra développer un oiseau d'une manière durable sera d'élever son poids de 1 mètre par seconde.*

Il n'en sera ainsi que dans les cas (très rares) où l'oiseau ne s'aide pas du vent, et où il s'élève en ligne verticale. S'il vole horizontalement, il ne dépense probablement qu'une force moyenne de $0^{kgm},08$ par seconde.

En appliquant ces données à la théorie du vol, on voit qu'une machine volante, telle que l'oiseau, peut se soutenir dans l'air avec un travail de $0^{kg},08$ pour 330 grammes de poids, et ce chiffre même est probablement encore trop élevé. Autrement dit encore, en multipliant les chiffres par 900, une machine de 300 kilogrammes, à supposer qu'elle soit aussi parfaite que l'oiseau et que les grands et petits moteurs soient soumis aux mêmes lois, n'aurait besoin pour se soutenir dans l'air que d'un cheval vapeur.

En outre, il est évident que cette proposition ne peut être vraie pour une durée de quelques secondes. Il peut y avoir *un coup de collier* qui ne dure pas longtemps, mais qui épuise l'oiseau : et pendant quelques secondes le pigeon pourra sans doute fournir énormément plus de travail, de manière que le rapport de 1 à 4 soit très largement dépassé.

Ce que nous appelons travail maximum est applicable à une durée de quelques minutes et non de quelques secondes, pendant lesquelles le travail peut être bien plus énergique.

Assurément ces calculs sont hypothétiques; mais il nous a paru intéressant de calculer le travail développé par l'oiseau dans le vol, en nous fondant non sur la résistance de l'air et la vitesse du mouvement, fonctions étudiées par les mathématiciens et quelque peu problématiques encore, mais sur une connaissance exacte des combustions respiratoires de l'oiseau.

On peut d'ailleurs calculer le travail chimique et le travail mécanique dégagés par l'oiseau en prenant pour base des calculs, non plus la quantité de CO^2 dégagé, mais le nombre des calories dégagées.

Or on sait que les pigeons de 300 grammes produisent à l'état normal 3 150 calories [1].

En prenant les maxima, c'est-à-dire en supposant le travail mécanique égal à un quart de la chaleur dégagée, et en admettant que, dans le vol, le pigeon développe 4 fois plus de chaleur que par le repos, ce chiffre de 3 150 ne se modifie pas, et on voit qu'alors il représente le nombre maximum de calories servant au travail mécanique. Mais le chiffre *probable* sera, selon toute vraisemblance, quatre fois plus faible, c'est-à-dire 0 7875. En rapportant ces chiffres de travail par heure, au travail par seconde, on obtient facilement $\mathbf{0}^{kgm}$,**092** (chiffre probable); et $\mathbf{0}^{kgm}$,**368** (chiffre maximum), deux chiffres concordant très bien avec les deux précédents, 0 083 (chiffre probable), et 0 333 (chiffre maximum), résultant de l'étude des combustions respiratoires.

En faisant la moyenne des chiffres obtenus par les deux méthodes, on trouve que le travail probable est en chiffres ronds de $\mathbf{0}^{kgm}$,**087**, et le travail maximum de $\mathbf{0}^{kgm}$,**340** (pour les pigeons de 330 grammes).

Cette concordance pouvait être prévue; car le travail musculaire est dû presque exclusivement à la combustion du car-

1. Ch. Richet, voy. plus haut, p. 180.

bone des hydrates de carbone et non à celle des graisses et des albumines.

Autrement dit, le travail dépensé par un pigeon pendant le vol est probablement le quart de son poids-mètre par seconde. Ce travail ne dépasse certainement pas le poids-mètre par seconde.

FIN DU TOME PREMIER

TABLE DES MÉMOIRES

CONTENUS DANS LE TOME PREMIER

Pages.

I. — Ch. Richet. — Contribution à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrevisse [1]. 1

II. — Ch. Richet. — Mouvements de la grenouille consécutifs à l'excitation électrique [2]. 94

III. — Ant. Breguet et Ch. Richet. — Influence de la durée et de l'intensité de la lumière sur la perception lumineuse [3]. 109

IV. — Ch. Richet. — Expériences sur le cerveau des oiseaux [4]. 118

V. — Ch. Richet. — Cécité psychique expérimentale sur le chien, avec autopsies [5]. 126

VI. — P. Langlois et Ch. Richet. — Sensibilité musculaire de la respiration [6]. 135

VII. — Ch. Richet. — Durée des phénomènes réflexes dans l'anémie chez les animaux à sang-froid [7]. 139

VIII. — Ch. Richet. — Deux expériences d'inhibition sur la grenouille [8]. 143

IX. — Ch. Richet. — Recherches de calorimétrie [9]. 147

X. — Ch. Richet. — Expériences sur le poids des animaux [10]. 256

XI. — P. Langlois. — Recherches de calorimétrie chez l'homme [11]. — Appendice. Note sur les récents travaux de calorimétrie. 279

1. *Arch. de physiol.*, 1880, 2e série, t. VI, p. 262-294 et 522-576.
2. *Arch. de physiol.*, 1881, 2e série, t. VIII, p. 823-837.
3. *Arch. de physiol.*, 1880, 2e série, t. VII, p. 689-696.
6. *Revue philosophique*, 1890, t. XXIX, p. 557.
7. *Bull. de la Soc. de Biol.*, 1883, p. 578-581.
8. *Bull. de la Soc. de Biol.*, 1883, p. 456-459.
9. *Arch. de physiol.*, août et sept. 1885, 3e série, t. VI, p. 237-258, et p. 450-497.
10. *Arch. de physiol.*, nov. 1887, 3e série, t. X, p. 473-494.
11. *Journ. de l'anat. et de la physiol.*, juillet, 1887, t. XXIII, p. 400-460.

Pages.

XII. — Rallière. — Recherches sur la mort par hyperthermie et sur l'action combinée du chloral et de la chaleur [12]. 353

XIII. — Saint-Hilaire. — Influence de la température organique sur l'action de quelques substances toxiques [13]. . . . 390

XIV. — Ch. Richet. — Une nouvelle fonction du bulbe rachidien — Régulation de la température par la respiration [14]. 431

XV. — M. Hanriot et Ch. Richet. — Des échanges respiratoires chez l'homme [15]. 470

XVI. — Ch. Richet. — Mesure des combustions respiratoires chez le chien [16]. 532

XVII. — Ch. Richet. — De l'influence du chloral sur les actions chimiques respiratoires chez le chien [17]. 548

XVIII. — Ch. Richet. — De la mesure des combustions respiratoires chez les mammifères [18]. 560

XIX. — Ch. Richet. — De la mesure des combustions respiratoires chez les oiseaux [19]. 574

12. Thèse de la Fac. de méd. de Paris, 1888, Steinheil.
13. Thèse de la Fac. de méd. de Paris, 1888, Davy.
14. *Arch. de physiol.*, fév. et avril 1888, 4e série, t. I, p. 193-211 et 282-311.
15. *Ann. de chimie et de physique*, avril 1891, 6e série, t. XXII, p. 1-66.
16. *Arch. de physiol.*, janv. 1890, 5e série, t. II, p. 17-30.
17. *Arch. de physiol.*, avril 1890, 5e série, t. II, p. 483.
18. *Arch. de physiol.*, janv. 1891, 5e série, t. III, p. 74-86.
19. *Arch. de physiol.*, juillet 1890, 5e série, t. II, p. 483-495.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

Paris. — Typ. Chamerot et Renouard, 19, rue des Saints-Pères. — 27699.